MBL/WHOI
0 0301 0020058 0

ELEKTROPHYSIOLOGIE

VON

W. BIEDERMANN.

ELEKTROPHYSIOLOGIE

VON

W. BIEDERMANN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE IN JENA.

MIT 285 ABBILDUNGEN.

JENA,

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1895.

Inhaltsverzeichniss.

Seite

Vorrede VIII
Einleitung 1
A. Bau und Structur der Muskeln 2
a) Die Muskeln der Protisten (Zellenmuskeln) 2
b) Die Muskeln der Metazoën (Muskelzellen) 7
Literaturübersicht 44
B. Die Formänderung des Muskels bei der Thätigkeit . . . 46
I. Abhängigkeit des Contractionsverlaufs von der Natur des Muskels 49
II. Abhängigkeit der Muskelcontraction von der Stärke der Reizung 59
III. Einfluss der Belastung (Spannung) auf Grösse, Dauer und Form der Muskelcontraction 65
IV. Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Muskelcontraction 71
V. Einfluss der Temperatur auf die Muskelcontraction 82
VI. Einfluss chemischer Substanzen auf die Muskelcontraction . . 89
Literaturübersicht 94
VII. Reizsummation und Tetanus 97
Literaturübersicht 122
VIII. Das Leitungsvermögen der Muskeln 123
Literaturübersicht 147
C. Die elektrische Reizung der Muskeln 149
a) Die elektrische Reizung des nicht fibrillär differenzirten Plasmas 255
b) Uebersicht der Ergebnisse 266
Literaturübersicht 271
D. Die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln 273
I. Der „Ruhestrom“ der Muskeln 274
II. Die Actionsströme der Muskeln 307
III. Die positive Schwankung des Muskelstromes 368
IV. Die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln . 376
E. Die elektromotorischen Wirkungen von Epithel- und Drüsenzellen 392
Literaturübersicht 438
F. Die elektromotorischen Wirkungen pflanzlicher Zellen . 441
Literaturübersicht 467
G. Die Nerven und ihre physiologische Function.
I. Bau und Structur der Nervenfasern 468
II. Erregungsleitung und Erregbarkeit der Nerven 494
Literaturübersicht 537
H. Die elektrische Erregung der Nerven 540
Literaturübersicht 634

16416

Seite

J. Die elektromotorischen Wirkungen der Nerven
I. Der Ruhestrom 637
II. Die Actionsströme. 650
III. Die galvanischen Erscheinungen im Elektrotonus. 670
Secundär-elektromotorische Erscheinungen an Nerven 707
Theoretisches 713
Die Einwirkung des Nerven auf den Muskel 732
Literaturübersicht 745
K. Die elektrischen Fische 748
I. Bau und Structur der elektrischen Organe 748
II. Die allgemeinen Wirkungen des Zitterfischschlages 790
III. Der Schlag bei künstlicher Reizung der elektrischen Nerven und der Centralorgane 803
VI. Die zeitlichen Verhältnisse des Zitterfischschlages 810
V. Die Frage der Immunität der Zitterfische gegen den eigenen Schlag 818
VI. Der angebliche „Ruhestrom“ der elektrischen Organe 820
VII. Die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an elektrischen Organen 823
VIII. Zur Theorie des Zitterfischschlages 835
Literaturübersicht 840
L. Elektrische Vorgänge im Auge 843
Literaturübersicht 851
Sachregister 852

ELEKTROPHYSIOLOGIE

VON

W. BIEDERMANN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE IN JENA.

ERSTE ABTHEILUNG.

MIT 136 ABBILDUNGEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1895.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

SEINEM HOCHVEREHRTEN LEHRER

PROF. DR. EWALD HERING

IN DANKBARKEIT ZUGEEIGNET.

Inhaltsverzeichniss.

Seite

Vorrede VIII
Einleitung 1
A. Bau und Structur der Muskeln 2
a) Die Muskeln der Protisten (Zellenmuskeln) 2
b) Die Muskeln der Metazoën (Muskelzellen) 7
Literaturübersicht 44
B. Die Formänderung des Muskels bei der Thätigkeit 46
I. Abhängigkeit des Contractionsverlaufes von der Natur des Muskels 49
II. Abhängigkeit der Muskelcontraction von der Stärke der Reizung 59
III. Einfluss der Belastung (Spannung) auf Grösse, Dauer und Form der Muskelcontraction 65
IV. Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Muskelcontraction 71
V. Einfluss der Temperatur auf die Muskelcontraction 82
VI. Einfluss chemischer Substanzen auf die Muskelcontraction . . 89
Literaturübersicht 94
VII. Reizsummation und Tetanus 97
Literaturübersicht 122
VIII. Das Leitungsvermögen der Muskeln 123
Literaturübersicht 147
C. Die elektrische Reizung der Muskeln 149
a) Die elektrische Reizung des nicht fibrillär differenzirten Plasmas 255
b) Uebersicht der Ergebnisse 266
Literaturübersicht 271
D. Die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln 273
I. Der „Ruhestrom“ der Muskeln 274
II. Die Actionsströme der Muskeln 307
III. Die positive Schwankung des Muskelstromes 368
IV. Die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln . 376
E. Die elektromotorischen Wirkungen von Epithel- und Drüsenzellen 392
Literaturübersicht 438

H 9415

Vorrede.

Seit den frühesten Zeiten der Entwicklung der Experimentalphysiologie waren es die wunderbaren Wirkungen des elektrischen Stromes auf die reizbaren thierischen Theile, sowie die elektrischen Kräfte, welche unter Umständen von diesen selbst ausgehen, welche immer wieder aufs Neue die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich zogen und zu einer Fülle von Untersuchungen Anlass gaben, die zu vermehren auch heute noch zahlreiche Forscher unablässig bemüht sind. Es erklärt sich dies leicht aus der grossen Bedeutung, welche man Anfangs dem Wirken elektrischer Kräfte im lebendigen Organismus zuzuschreiben geneigt war. Später, als diese Erwartungen sich nicht in dem erhofften Maasse erfüllt hatten, und das erstrebte Ziel einer „physikalischen" Erklärung der Muskelcontraction, der Nervenleitung u. s. w. weiter denn je hinausgerückt schien, da war es die Fülle der inzwischen bekannt gewordenen Thatsachen, sowie die Exactheit der Untersuchungsmethoden und die Ueberzeugung, dass es schliesslich bei consequentem Verfolgen des einmal betretenen Weges doch wohl gelingen müsste, auch von dieser Seite her der Lösung einiger der zahllosen Räthsel der lebendigen Substanzen sich zu nähern, wodurch der Forschungseifer immer aufs Neue angespornt wurde. Dazu kam ferner das Bestreben, die inzwischen viel und mit Erfolg geübte Anwendung der Elektricität in der praktischen Heilkunde auf eine sichere, feste Basis zu stellen und eine exacte, wissenschaftliche Elektrotherapie zu begründen. So ist es gekommen, dass die Litteratur der Elektrophysiologie im weiteren Sinne zu einem Umfang angeschwollen ist, der es dem Einzelnen, nicht gerade specieller mit dem Gebiete Vertrauten schwer, ja kaum möglich macht, zu einer Uebersicht und Beurtheilung des bisher Geleisteten zu gelangen.

Seit der letzten, zusammenfassenden Darstellung von Hermann in dem von ihm herausgegebenen Handbuche der Physiologie sind 15 Jahre vergangen, ein Zeitraum, lange genug, um bei den raschen Fortschritten, gerade auf dem in Betracht kommenden Gebiete, eine Neubearbeitung erwünscht zu machen. Die einzelnen Arbeiten sind so zerstreut und zum Theil so wenig zugänglich, dass eine Uebersicht nur sehr schwer zu gewinnen ist.

Seit lange und mit Vorliebe auf diesem speciellen Arbeitsgebiete thätig, hatte ich ausserdem oft Veranlassung, zum Zwecke von Vor-

lesungen mich näher, als es vielleicht sonst der Fall gewesen wäre, mit der einschlägigen Literatur zu beschäftigen, so dass ich schliesslich glauben durfte, hinlänglich vorbereitet zu sein, um den Versuch zu wagen, die Elektrophysiologie in einer zusammenfassenden Darstellung zu behandeln, eine Aufgabe, von der ich mir wohl bewusst bin, sie nur in unvollkommener Weise gelöst zu haben. Nichtsdestoweniger gebe ich mich aber doch der Hoffnung hin, nicht nur manchem Fachgenossen, sondern vielleicht auch einem Theile des ärztlichen Publicums einen Dienst geleistet zu haben, indem ich mich vor Allem bestrebte, die grundlegenden Thatsachen übersichtlich und im Zusammenhang darzustellen, wobei Einzelheiten der Versuchsmethodik und rein theoretische Speculationen nur insoweit berücksichtigt wurden, als es zum Verständniss unbedingt erforderlich schien. Besonders nachsichtiger Beurtheilung von Fachgenossen sei insbesondere das Capitel über die elektrischen Fische empfohlen, indem ich hier nur compilatorisch verfahren konnte, da mir eigene Erfahrungen nicht zu Gebote stehen. Wer indessen die weitzerstreute Literatur hierüber kennt, wird unter Berücksichtigung des gänzlichen Mangels einer zusammenfassenden Darstellung dieses so interessanten und wichtigen Gebietes über die Mängel des vorliegenden Versuches hinwegsehen. Für die vielleicht zu grosse Breite der Darstellung möge der Umstand als Entschuldigung dienen, dass das Buch aus Vorlesungen hervorgegangen ist, und dass ich nur so eine gewisse lehrbuchmässige Trockenheit zu vermeiden hoffen durfte. Zur Rechtfertigung der histologischen und allgemein physiologischen Abschnitte sei dagegen einerseits auf die innigen Wechselbeziehungen zwischen Bau und Function der Muskeln, Nerven und elektrischen Organe, sowie andererseits auf die Nothwendigkeit hingewiesen, die allgemeinen Bedingungen und die Erscheinungsformen der Thätigkeitsäusserungen irritabler Gebilde der Erörterung specieller Fragen vorauszuschicken. Es schien mir daher nicht nur erwünscht, sondern dringend geboten, die betreffenden Verhältnisse mit grösserer Ausführlichkeit, als es sonst wohl in physiologischen Schriften üblich ist, zu behandeln. Dadurch ist es freilich gekommen, dass das Buch über seinen naturgemäss enger gezogenen Rahmen vielleicht allzusehr herausgewachsen ist. Man wird es ferner wohl auch als einen Fehler bezeichnen wollen, dass die ganze Darstellung von einem bestimmten Standpunkte aus gegeben ist, wodurch einzelne Capitel eine vielleicht zu einseitige Behandlung erfahren. Es kam mir aber gerade weniger darauf an, eine subjective Färbung durch Aufgeben jedes bestimmten Parteistandpunktes ängstlich zu vermeiden, als vielmehr zu zeigen, wie die Erscheinungen unter jenen Gesichtspunkten sich darstellen, unter denen ich sie seiner Zeit durch meinen hochverehrten Lehrer Hering habe beurtheilen lernen. Indem ich ihm dieses Buch als geringes Zeichen meiner Dankbarkeit und Verehrung widme, bin ich mir wohl bewusst, nur das wiederzugeben, was ich seiner Zeit von ihm empfangen habe.

Jena, im November 1894.

Einleitung.

In dem Umfange, in welchem die Elektrophysiologie hier abgehandelt werden soll, umfasst dieselbe einerseits die Lehre von der elektrischen Erregung der reizbaren Theile und anderseits die elektromotorischen Wirkungen der letzteren. Da zum Verständniss dieser eine möglichst genaue Kenntniss der Erregungserscheinungen und insbesondere der Wirkungsweise des Stromes auf die lebendige Substanz die nothwendige Vorbedingung bildet, so soll dieses Gebiet hier auch zunächst behandelt werden.

Während es in der Morphologie als selbstverständlich gilt, dass die Betrachtung vom Einfachen zum Complicirteren fortschreiten müsse, lehrt sowohl die Erfahrung wie einfache Ueberlegung, dass in der Physiologie vielfach der umgekehrte Weg erfolgreicher ist und rascher zum Ziele führt, was theils auf der Eigenart der anzuwendenden Untersuchungs-Methoden beruht, anderntheils aber in der physiologischen Differenzirung der einzelnen Elementarbestandtheile begründet liegt. Nicht immer ist das morphologisch Einfachere auch physiologisch am durchsichtigsten, ja man könnte in gewissem Sinne eher das Gegentheil behaupten. Wenn es richtig ist, dass im nicht weiter differenzirten Plasma etwa einer Amoebe alle Functionen höher entwickelter, vielzelliger Organismen so zu sagen potentia schlummern, so verbirgt sich unter der scheinbaren Einfachheit eine Mannigfaltigkeit der physiologischen Leistungen, die nicht zu vergleichen ist mit dem Falle, wo eine Zellenart nur einer ganz bestimmten Function angepasst erscheint, wie etwa eine Muskelzelle der Contraction, eine Drüsenzelle der Secretion u. s. w. Offenbar ist aber mehr Aussicht vorhanden, in einem solchen Falle etwas Genaueres über das eigentliche Wesen der betreffenden physiologischen Function zu erfahren, als wenn man sich an Elementarorganismen wendet, deren Plasma noch in gleicher Weise den verschiedensten Leistungen dient. So verspricht sicher das Studium der Drüsenzellen und Drüsen besseren Aufschluss über den Absonderungsvorgang, als etwa die Untersuchung derartiger Processe an einzelligen Organismen, und die Muskelphysiologie hat unsere Kenntnisse über den Contractionsvorgang und die sich dabei abspielenden Vorgänge unendlich mehr gefördert, als es jemals die mikroskopische Untersuchung niederer Organismen allein würde haben erreichen können. Dies mag zur Rechtfertigung dienen, wenn auch in dem vorliegenden Versuch einer zusammenfassenden Darstellung der Elektrophysiologie die höchstdifferenzirte Form contractilen Gewebes, die Muskeln, den Ausgangspunkt bilden.

A. Bau und Structur der Muskeln.

Schon auf einer niederen Stufe der Differenzirung contractilen Plasmas begegnet man vielfach und in weiter Verbreitung fibrillärer Structur, und das Beispiel der Flimmerzellen und besonders der Spermatozoën beweist unzweifelhaft die grosse Bedeutung derartiger Structurverhältnisse für den Contractionsvorgang und die Bewegungserscheinungen plasmatischer Gebilde. Ohne nun der neuerdings besonders von Ballowitz (1) vertretenen Anschauung beizupflichten, „dass alle regelmässigen, in bestimmten Bahnen verlaufenden Contractionen contractiler Substanzen an das Vorhandensein regelmässiger, parallel oder annähernd parallel nebeneinanderliegender Fibrillen gebunden ist," gegen welche viele Thatsachen sprechen, bleibt es doch bemerkenswerth, dass fast in allen Fällen von energischer und besonders von rasch verlaufender Contraction auch ein fibrillärer Bau des Plasmas mehr oder weniger deutlich nachweisbar ist. Dies zeigt sich besonders klar an den am höchsten differenzirten Formen contractilen thierischen Plasmas, welche man als Muskelfibrillen, Muskelzellen und Muskelfasern bezeichnet.

Hier erscheint es vor Allem wesentlich und für die morphologische wie physiologische Auffassung des „Muskels" bedeutungsvoll, dass Gebilde, welche man ihrem Bau und ihrer Function entsprechend als Muskeln bezeichnen muss, stets zuerst in Form von einzeln verlaufenden oder in Bündeln geordneten Fibrillen auftreten. Dies gilt ebensowohl für die ontogenetische wie für die phylogenetische Entwicklung. Werfen wir zunächst einen Blick auf die letztere, so treten uns zweifellose Muskeln zuerst bei gewissen ciliaten Infusorien entgegen; denn ob man das Recht hat, die blitzschnell zusammenzuckenden feinen Protoplasmastrahlen gewisser Süsswasserheliozoën (Acanthocystiden), welche Engelmann (2) als „Myopodien" beschrieb, sowie die von Haeckel als Myophrysken bezeichneten ähnlichen Gebilde mancher Radiolarien als wirkliche Muskelfibrillen anzusprechen, erscheint wenigstens zweifelhaft. Jedenfalls darf man aber mit Engelmann in diesen Gebilden so zu sagen Uebergangsstufen zwischen Pseudopodien und echten Muskelfibrillen erblicken.

Untersucht man grössere möglichst durchsichtige Vorticellen mit starken Vergrösserungen, so bemerkt man leicht dicht unter der

Oberfläche hinziehende, zarte Fibrillen, welche der Längsaxe des Körpers parallel verlaufend, oft fein varicös erscheinen. Ob man dieselben nun mit Bütschli (3) lediglich als Längsreihen von Waben innerhalb des übrigen, gleichmässig alveolären Plasmas auffasst oder als besondere Einlagerungen betrachtet, unter allen Umständen handelt es sich um Producte einer Differenzirung des Ectoplasmas. (Fig. 1.)

Nach der Ansatzstelle des Stieles hin convergiren sämmtliche Fibrillen (Myoneme) und vereinigen sich endlich bei vielen zu einem cylindrischen Strang, der im optischen Querschnitt durchaus fibrillär zu sein scheint. Durch viel stärker entwickelte Muskelfibrillen zeichnen sich gewisse Heterotricha (Stentor, Spirostomum) und Holotricha (Holophrya, Prorodon, Opaliniden) aus. Bei Stentor, wo es Engelmann gelang, die Fibrillen zu isoliren, beträgt die Dicke derselben etwa 1 μ. Hier lässt sich auch selbst die Andeutung einer feineren Structur erkennen, nämlich einer Art von Querstreifung (3. p. 1300).

Fig. 1. Carchesium polypinum. (Nach Bütschli.)

Schon Lieberkühn erklärte die Fibrillen von Stentor für contractile Elemente, und zwar auf Grund der Beobachtung, dass sie bei contrahirten Stentoren durchaus gerade sind, jedoch einen wellig geschlängelten Verlauf annehmen, sobald das Infusor sich wieder zu strecken beginnt, indem sie sich, anscheinend erschlaffend, verlängern. Je weiter das Thier sich ausdehnt, desto flacher werden die Wellen. Endlich sind die Fibrillen wieder ganz gerade und werden nun bei fortschreitender Ausdehnung des Thieres immer dünner. Im Fuss, der sich am meisten verlängert, sind sie bald nicht mehr einzeln zu erkennen, im übrigen Körper erscheinen sie als äusserst feine Linien. „Ziehen die Thiere sich nicht zuckend, sondern, wie auch häufig geschieht, langsam, im Laufe einiger Sekunden zusammen, dann sind auch im maximal verkürzten Zustande die Fibrillen nicht gerade, kurz und dick, sondern stark wellig gebogen und nicht merklich dicker als sonst im mässig ausgedehnten Zustande des Thieres. Die Wellen sind oft so steil, kurz und hoch, dass die Fasern einander seitlich berühren: im ersten Augenblicke scheint dann die corticale Schichte wie aus einem Labyrinth von gekräuselten Fäserchen zu bestehen. Wenn die Thiere in Folge langsamer Zusammenziehung schon beinahe kugelig geworden sind, können sie noch etwas weiter zusammenzucken. Dabei nun sieht man auf einmal alle Fibrillen gerade, kurz und dick werden: an Stelle des Labyrinthes von kleinen Wellen zeigen sich plötzlich wieder dicke, gerade und parallel verlaufende, stark glänzende Längsstreifen."

Das Zusammenzucken der Stentoren kann, wie es scheint, ganz spontan, ohne nachweisbaren äusseren Reiz erfolgen. Engelmann (2. p. 447) sah bei Zutritt verdünnter Essigsäure (0,1 %) HCl (0,1 %), H_2SO_4 (4 %) u. a. anfangs häufig einzelne Fibrillen zucken, mitunter selbst noch, wenn sie sich mit dem schrumpfenden Endoplasma von

der Pellicula losgelöst hatten. Auch Aether und Chloroform bewirken zunächst immer eine plötzliche Contraction der Myoïde, ebenso äussert sich ferner die Wirkung des elektrischen Stromes. Dabei ist der Werth der unteren Reizschwelle für die verschiedenen Formen verschieden. So z. B. reagirt Stentor schon auf viel schwächere Ströme als Carchesium. Während der Dauer des Stromes bleiben die Protisten in der Regel im Zustande der Contraction, nur wenn der Strom schwach ist, findet meist während der Dauer desselben nach einiger Zeit wieder eine vollständige Streckung statt (so bei Stentor nach Verworn 4. p. 114).

Es ist nach alledem kein Zweifel, dass man es bei den Myoïden (Myonemen) der genannten Infusorien mit reizbaren, echter Zuckungen fähigen Fibrillen zu thun hat und ebensowenig Zweifel, dass diese Fibrillen es sind, auf deren rascher Verkürzung die Zuckungen des Leibes von Stentor und anderen Infusorien beruhen. Neben diesen kommen aber, wie schon erwähnt, auch langsamere Contractionen vor, welche darauf hinweisen, dass auch dem übrigen, nicht weiter differenzirten Ectoplasma Contractilität, und zwar in einer bestimmten Richtung, zukommt. Bei diesen Contractionen krümmen sich die Muskel-Fibrillen passiv wellenförmig zusammen, bleiben also erschlafft. Das Endoplasma kann dabei keine active Rolle spielen, da es, obschon contractil, doch stets in einer nach den verschiedensten Richtungen hin strömenden Bewegung begriffen ist, die auch während der langsamen Contractionen des Thieres anhält. Die Thatsache, dass es zahlreiche sehr contractile Ciliaten (Hypotricha) giebt, die demungeachtet nichts von Fibrillen erkennen lassen, beweist klar, dass die Differenzirung der letzteren mit einem ganz bestimmten Bewegungsmodus in ursächlichem Zusammenhang steht, indem nur rasche energische Zuckungen durch Muskel-Fibrillen vermittelt werden. Das bekannteste Beispiel hierfür liefert der sogenannte Stielmuskel der Vorticellen.

Es wurde schon oben erwähnt, dass die Fibrillen im hinteren Theil des Vorticellenkörpers sämmtlich der Ansatzstelle am Stiel zustreben. Bei den Contractilia mit schnellenden Stielen endigen nun die Fibrillen nicht an der Ansatzstelle, sondern vereinigen sich zu einem fadenförmigen Organe, das in das Stielinnere eintritt und es gewöhnlich der ganzen Länge nach durchzieht. Fast ausnahmslos verläuft dieser Stielfaden oder -muskel innerhalb der Stielscheide in einer sehr steilen Schraubenlinie. Die Scheide ist ein cylindrisches Rohr von mässigem Durchmesser, welches an dem vom Thier abgewendeten Ende fremden Körpern angewachsen ist. Sie besitzt eine dünne elastische Wand von chitinartiger Beschaffenheit. Das Innere des scheinbar hohlen Stieles wird ausgefüllt von einer homogenen, glasartig durchsichtigen Masse von wahrscheinlich gallertartiger Consistenz. Bei Vorticella und Carchesium durchzieht der Faden die Stielröhre in sehr hohen Schraubenwindungen, deren Zahl mit der Länge des Stieles zunimmt. Nach Czermak (5) schwankt die Zahl der Umgänge zwischen 0 und 12. Bei sehr kurz gestielten Vorticellen findet man oft nur $^1/_2$—1 Umgang. Bei Zoothamnium zieht der Muskelfaden nicht peripher an der Stielscheide hin wie bei Vorticella und Carchesium, sondern ohne deutliche Schraubenwindungen nahezu in der Axe, allseitig von der homogenen Marksubstanz umgeben.

Da der Muskelfaden durch Zusammentritt der Körpermyoneme entsteht, so lässt sich a priori vermuthen, dass er eine fibrilläre Structur besitzen wird. Bei den meisten Formen hat es den Anschein, als wenn sich die Fibrillen im Faden selbst nicht mehr erhielten, sondern zu einer homogenen Masse zusammenfliessen. Doch dürfte dies nur scheinbar sein, da der dicke Muskelfaden gewisser Zoothamnien sehr deutlich fibrillär erscheint. Voraussichtlich wird sich dies durch Methoden, denen ähnlich, welche Ballowitz zur Entdeckung der fibrillären Structur der Spermatosomengeissel führten, als allgemein herausstellen.

In Bezug auf die Contractionserscheinungen am Vorticellenstiel ist zu bemerken, dass dieselben unter normalen Verhältnissen immer sehr rasch und plötzlich („zuckend") erfolgen. Gewöhnlich ergreift die Contraction den gesammten Stiel, der sich dabei zu einer niedrigen und eng gewundenen Schraube (Helicoide) zusammenzieht, deren Windungen sich meist dicht berühren. Der Thierkörper contrahirt sich gewöhnlich synchronisch mit dem Stiel. Es ist bemerkenswerth, dass sich der Stiel bisweilen nur theilweise contrahirt, und zwar scheint sowohl der obere wie der untere Stieltheil local und ohne Betheiligung des übrigen sich contrahiren zu können (Czermak, Kühne). Viel langsamer rollt sich der zusammengeschnellte Stiel wieder auf; auch dieser Vorgang kann verschieden verlaufen, d. h. bald oben, bald unten beginnen und gelegentlich unvollendet eine Zeit lang persistiren.

Dass in Uebereinstimmung mit der Funktion der Fibrillen des Körperplasmas nur der Stielfaden Sitz der Contractilität ist, wurde zuerst durch Czermaks Untersuchungen (l. c.) sicher festgestellt, während früher vielfach die Stielscheide als das eigentlich Contractile angesehen wurde. Den klarsten Beweis für die Richtigkeit der ersteren Ansicht liefern Vorticellen mit ganz oder theilweise zerstörtem Faden, da eine gänzliche Vernichtung desselben das Contractionsvermögen stets völlig aufhebt, eine theilweise aber nur soweit als die Zerstörung geht. Von Interesse ist in dieser Beziehung auch das Verhalten abgestorbener Stiele. Dieselben sind zunächst stets contrahirt (Todtenstarre), und ebenso bewirken alle Reagenzien, welche den Faden unter Gerinnung tödten (auch Hitze), eine Aufrollung, die so lange andauert, als noch der Faden vorhanden ist. Wird er durch Fäulniss oder Reagenzien zerstört, so streckt sich der Stiel wieder. Diese Erfahrungen beweisen also, dass die Streckung auf der Elasticität der Stielscheide beruht. Engelmann (l. c. p. 438 f.) konnte übrigens bei Zoothamnium Arbuscula direct beobachten, dass die hier gut sichtbaren Fibrillen des Stielmuskels im Momente der Contraction kürzer, dicker und gerade werden; beginnt dann die Erschlaffung, so strecken sie sich sehr rasch wieder und nehmen dabei, wenn die Stielscheide, durch zufällige äussere Widerstände aufgehalten, sich nur langsam wieder streckt, anfangs einen stark geschlängelten Verlauf an. Unzweifelhaft besteht demnach der Stielfaden der Vorticellen aus contractilen Fibrillen. Durch diese letzteren Beobachtungen scheint mir auch, ganz abgesehen von anderen später zu erörternden Gründen, die von Kühne (6) ausgesprochene Vermuthung widerlegt, dass nicht der Faden selbst, sondern die Fadenscheide, welche er dem von ihm „Glia" genannten Bestandtheil der Muskel-

zellen höherer Thiere vergleicht, das Contractile, der Faden (d. i. die Fibrillen) dagegen ein elastisches Gebilde sei, das mit der Stielscheide zusammen die Streckung bewirke.

Auf Grund der Auffassung des Stielfadens als contractiles Element lässt sich auch die Thatsache der schraubigen Aufrollung und Wiederstreckung des Stieles leicht erklären, wie dies zuerst von Seite Czermaks versucht wurde. Der Stiel der Contractilia ist ein Cylinder mit dünner elastischer Wand, auf deren Innenfläche ein in steilen Schraubenwindungen herabziehender contractiler Faden befestigt ist. Wenn sich aber ein Cylinder längs einer an seiner Oberfläche hinziehenden Schraubenlinie contrahirt, so geht er in die Gestalt einer Schraube über.

Die Erfahrungen über künstliche Reizung des Stielmuskels der Vorticellen sind bisher äusserst spärlich. Kühne (7) sah Vorticellen-Bäumchen bei tetanisirender Reizung mit Inductionsströmen plötzlich zusammenzucken; sämmtliche Stiele blieben dann während der Dauer der Reizung contrahirt, und nur wenn die Ströme längere Zeit durch das Präparat gingen, rollten sich die Fäden auch während des Tetanisirens wieder auseinander, und die Thiere zuckten nur von Zeit zu Zeit ein wenig zusammen, konnten aber wieder ganz an ihren Anheftungspunkt mit der Glocke herangezogen werden, wenn die Reizung etwas verstärkt wurde. In ähnlicher Weise reagirten auch isolirte kopflose Stiele. Auch durch chemische Reizmittel (HCl 1 %, NH_3) lassen sich Vorticellen-Stiele zur Contraction bringen (Kühne l. c. p. 828). In einem wässrigen Aufguss von Veratrin ziehen sich die Stiele langsam zusammen und werden exquisit starr, wobei der innere Muskelfaden stärker lichtbrechend und in Folge dessen viel deutlicher wird. Wässrige (höchst verdünnte) Strychnin-Lösungen tödten die Vorticellen ebenfalls, aber unter ganz anderen Erscheinungen. Die Thiere verlieren ihre Erregbarkeit und liegen gerade gestreckt, aber mit fortdauernder Wimperbewegung ruhig da. In diesem Zustande bewirken auch die stärksten Inductionsschläge keine Bewegung mehr. Curare zeigt sich auch in stärksten Lösungen gänzlich wirkungslos (Kühne l. c.).

Einer genaueren Untersuchung bedarf auch noch die Leitung der Erregung im Stielmuskel. Dass unter normalen Verhältnissen die spontane Erregung sowohl wie die auf äussere Reize erfolgende Contraction vom Körper der Vorticellen ausgeht, kann wohl nicht bezweifelt werden. Direct lässt sich allerdings in Folge der grossen Schnelligkeit der Verkürzung des Muskelfadens nicht sehen, wo der Process seinen Anfang nimmt, der gleichmässig in allen Punkten zugleich einzutreten scheint. Dies ist selbst dann der Fall, wenn bei den verzweigten Colonien von Zoothamnium oder Carchesium durch mechanischen Reiz eines Individuums die ganze Colonie zurückschnellt. Bei Zoothamnium kann es sich um eine directe Reizleitung handeln, da alle Individuen unter einander durch die Stielmyoïde in reizleitender Verbindung stehen; bei Carchesium jedoch, wo dies nicht der Fall ist, wirkt offenbar nur die Erschütterung, die sich von jedem zuckenden Individuum auf die benachbarten überträgt als Reiz (Verworn 4). Um die Erscheinungen des Zusammenzuckens nicht nur der Vorticellen, sondern aller mit Myoïden ausgestatteten Ciliaten zu erklären, muss man nothwendig annehmen, dass von jeder Stelle des Körperplasmas aus die Erregung auf

sämmtliche demselben eingelagerte oder mit ihm in directem Zusammenhang stehende Muskelfibrillen übertragen werden kann; und zwar muss die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung eine sehr beträchtliche sein, unter allen Umständen viel schneller als bei den **Rhizopoden.** Denn reizt man z. B. ein Spirostomum, einen Stentor, die sich ihrer langestreckten Form wegen nächst den Vorticellen am besten zu solchen Versuchen eignen, nur local an einem Ende, so tritt sofort ohne merkliches Latenzstadium Contraction des ganzen Körpers ein, ohne dass man die zweifellos vorhandene zeitliche Differenz in der Contraction des vorderen und hinteren Endes bemerken könnte (Verworn).

Die Muskeln der Metazoën.

Nicht nur bei einzelligen Thieren, sondern auch bei Metazoën sehen wir typische „Muskeln" immer zunächst in Form von Fibrillen oder Fibrillenbündeln im Protoplasma gewisser Zellen auftreten, wobei in Bezug auf das Massenverhältniss und die relative Lage und Anordnung der contractilen Fibrillen und des Bildungsplasmas („Sarkoplasma"), dessen Differenzirungsproducte jene darstellen, eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Thierreihe herrscht. Da es zum Verständniss des Baues und der Functionen der hochdifferenzirten Muskeln ebenso wichtig erscheint, ihre phylogenetische Entwicklung, wie ihre ontogenetische Ausbildung zu berücksichtigen, so sollen im Folgenden in Bezug auf den ersteren Punkt einige besonders instructive Beispiele näher erörtert werden.

In einfachster Form treten uns Muskelzellen (Myoplasten)*) entgegen in den Epithelmuskeln („Neuro-Muskelzellen") niederer Coelenteraten.

So besteht bei Hydra das Ektoderm zum grossen Theil aus grossen stumpf-kegelförmigen Epithelzellen, deren nach innen gerichtete Spitze sich in einen oder mehrere Fortsätze auszieht, die sich dichotomisch verzweigen, und rechtwinklig umbiegend, Fibrillen darstellen, welche parallel der Körperaxe verlaufend, in ihrer Gesammtheit eine subepitheliale contractile Schicht („Muskellamelle") bilden. Auf dem Querschnitt erscheint daher zwischen dem Ektoderm und Entoderm eine schmale Zone, in welcher die querdurchschnittenen Fibrillen als eine Reihe stark lichtbrechender Punkte hervortreten.

Die Zellkörper nehmen also in diesem Falle an der Begrenzung der Körperoberfläche Theil und vermitteln in ähnlicher Weise wie das Plasma des Ciliatenkörpers die Beziehungen zur Aussenwelt, indem sie zur Aufnahme äusserer Eindrücke befähigt, d. h. reizbar sind. Die Erregung wird in beiden Fällen durch das Zellplasma (Sarkoplasma) auf die contractilen Fibrillen übertragen und dürfte sich wohl durch Leitung von Zelle zu Zelle über grössere Gebiete des Körpers verbreiten können (falls Nerven wirklich fehlen sollten).

---

*) Bei den oben erwähnten, als freilebende Einzelzellen zu betrachtenden ciliaten Infusorien kann man unter gleichen Verhältnissen ganz wohl von „Zellenmuskeln" sprechen.

Auch in den grossen vacuolisirten, mit je einer Geissel versehenen Entodermzellen von Hydra finden sich basal gelegene Muskelfibrillen. Aehnliche, aber schon mannigfaltigere Verhältnisse finden wir bei den Actinien.

Durchwegs handelt es sich auch hier um Muskeln epithelialen Ursprungs, um „Epithelmuskelzellen", welche an der äusseren oder inneren Begrenzung des Körpers theilnehmen oder, in die Tiefe gerückt, dort unverkennbar noch ihre Abstammung aus dem Epithel verrathen. Im einfachsten Falle zeigt ein durch das Entoderm geführter Querschnitt, ähnlich wie bei Hydra, unter einer einfachen Lage cylindrischer Epithelzellen, der Grenzlinie zwischen diesen und dem Mesenchym entsprechend, eine einfache Reihe von glänzenden Körnchen (Fig. 2 *a*). Wie Isolationspräparate lehren, handelt es sich wieder um Querschnitte von Muskelfibrillen (Fibrillenbündeln?), welche als das Differenzirungsproduct der Epithelzellen anzusehen sind. Je nach dem Contractionszustand der Leibeswand erhält man bald kubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Zellkörper, die an ihren freien Enden entweder Flimmerhaare oder eine einzige Geissel tragen, während an ihrer etwas verbreiterten Basis Muskelfibrillen ausgeschieden sind (Fig. 2 *b*). Aus dieser ursprünglichsten Form lassen sich leicht die von Hertwig (9) als „intraepitheliale" Muskeln bezeichneten Formen ableiten, bei welchen die spindelförmigen Zellkörper sich nur noch theilweise zwischen die eigentlichen Epithelzellen einschieben, an der Oberflächenbegrenzung selbst aber keinen Antheil mehr nehmen. An diese Formen schliessen sich unmittelbar die „subepithelialen" Muskeln an, welche lange, schmale Bänder (Fibrillenbündel) darstellen, die auf ihrer, dem Epithel zugewendeten Seite nur mehr eine dünne Lage von Bildungsplasma besitzen.

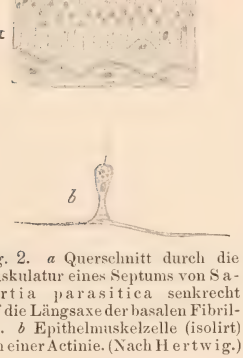


Fig. 2. *a* Querschnitt durch die Muskulatur eines Septums von Sagartia parasitica senkrecht auf die Längsaxe der basalen Fibrillen. *b* Epithelmuskelzelle (isolirt) von einer Actinie. (Nach Hertwig.)

Es kann nicht fraglich sein, dass hier die kernführende Plasmamasse dem Körper einer echten Epithelmuskelzelle entspricht.

Lediglich durch die Anordnung von den zuletzt erwähnten Muskeln verschieden sind die gänzlich vom Mesenchym umschlossenen Bündel von Muskelfibrillen, welche einer der Zahl der letzteren entsprechenden Vielheit von Myoplasten ihre Entstehung verdanken. Die einzelnen Elemente sind auch hier Fasern (Fibrillen) mit Plasma und Kern; sie liegen aber nicht einzeln neben einander, sondern sind zu Gruppen vereinigt, deren Peripherie von den contractilen Fibrillen, deren Axe von den zugehörigen Kernen und Plasma erfüllt wird (9).

Zwischen dieser und der ursprünglichen, flächenhaften Anordnung der Muskelfibrillen giebt es alle nur denkbaren Uebergänge, die durch Faltung der Muskellamelle vermittelt werden, deren Bedeutung offenbar in einer Vermehrung der Muskelmasse bei gleichbleibender

Körperoberfläche zu suchen ist. So lange die Faltenbildung der Muskellamelle nicht eine übermässige ist, werden die nach der freien Oberfläche zu entstehenden Berge und Thäler durch die verschiedene Länge der Epithelzellen ausgeglichen. Ebenso dringt von innen her das stützende Mesenchym in alle Falten ein. Wie schon erwähnt, kann die Einfaltung sehr verschiedene Grade erreichen. Oft kommt es zur Bildung von „Muskelblättern", die senkrecht zur Körperoberfläche gestellt, wie die Blätter eines Buches neben einander gelagert sind (Fig. 3). Jedes Blatt enthält eine dünne Stützlamelle vom Mesenchym, die beiderseits mit Muskelzellen besetzt ist. Es ist leicht ersichtlich, wie durch einen solchen noch einen Schritt weiter gehenden Einfaltungs- und Abschnürungsprocess jene gänzlich vom Mesenchym umhüllten cylindrischen Muskelbündel entstehen, welche bereits oben erwähnt wurden.

Ganz analogen Verhältnissen, wie bei den Actinien, begegnen wir auch bei den Medusen, deren oft quergestreifte Muskelfibrillen überall basal gelegene Differenzirungen ektodermaler Epithelzellen darstellen, welche letztere in vielen Fällen noch an der Oberflächenbegrenzung des Körpers theinehmen.

Bau und Entwicklungsverhältnisse der Muskeln, welche mit den bei Cnidariern geschilderten vielfach Aehnlichkeit besitzen, finden sich dann vor Allem bei vielen Würmern (Annulaten), wo in den einfachsten Fällen der epitheliale oder wenigstens epitheloïde Charakter der Muskeln noch unmittelbar hervortritt. Oft bestehen hier die Längsmuskelfasern aus einkernigen, langgestreckten Zellen, die nach Art eines einschichtigen Epithels angeordnet sind. Jede Muskelzelle lässt isolirt oder im Querschnitt zwei deutlich von einander gesonderte Substanzen erkennen, einen nach innen gekehrten plasmatischen Theil und die nach aussen liegende contractile Substanz, welche sich wieder als aus zahlreichen, glatten Fibrillen zusammengesetzt erweist, die parallel der Längsaxe der Zelle verlaufen und, wie Querschnitte zeigen, in Form von nebeneinander liegenden Platten angeordnet sind, wodurch die contractile Schicht zart radiär gestreift erscheint. Jeder einzelne Streifen entspricht einer Reihe hinter einander liegender Fibrillen von punktförmigem Querschnitt (Fig. 4 *B*).

Fig. 3. Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand von Cerianthus membranaceus. (Nach Hertwig.)

Sehr wechselnd gestaltet sich bei verschiedenen Wurmmuskeln die gegenseitige Anordnung der contractilen Schicht und des Bildungsplasmas (Sarkoplasma). Im einfachsten Falle bildet jene eine ebene Platte, welcher das kernführende Plasma wie eine Kappe aufsitzt (Fig. 4 *B*). Es entspricht dieses Verhalten, wobei die Fibrillen der Längsmuskeln in ihrer Gesammtheit einen unter der Hypodermis gelegenen Cylindermantel bilden, offenbar der einfachen, ebenen, nicht gefalteten Muskellamelle vieler Cnidarier. Hier wie dort macht sich dann bei weiterer Massenzunahme der contractilen Substanz eine Faltenbildung und zwar bei den Nematodenmuskeln an jeder einzelnen Zelle bemerkbar, indem sich die ursprünglich ebene flache Fibrillenschichte zu einer Rinne einkrümmt, deren nach dem Coelom geöffnete Höhlung von dem Bildungsplasma erfüllt wird. So lassen sich nach

Rhode (8) besonders schön in der Längsmuskelschichte von Branchiobdella parasitica alle Uebergangsformen zwischen dem schon

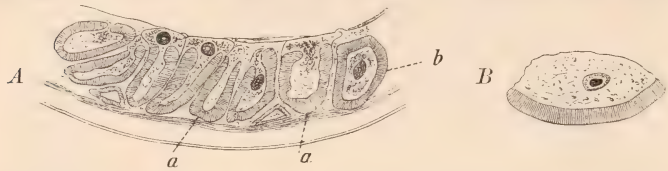


Fig. 4. *A* Branchiobdella parasidica; Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand. *a* coelomyare, *b* holomyare Muskelzellen. *B* Querschnitt einer platymyaren Muskelzelle von Ascaris lumbricoides. (Nach Rhode.)

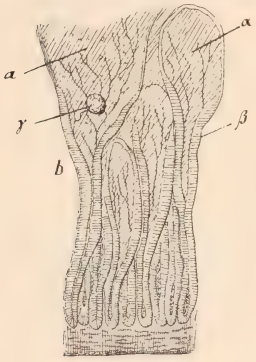


Fig. 5. *A* Querschnitt eines Theiles der Muskelschichte von Ascaris lumbricoides; *α* blasig sich vorwölbendes Sarkoplasma, *β* contractile Substanz, *γ* Zellkern. (Nach R. Leukart.) — *B* Isolirte Muskelzelle einer Ascaride des Aales. (Nach Hertwig.)

Fig. 5 *A*.

a

geschilderten „platymyaren" Zustand der Muskelzellen, wobei die contractile Fibrillenschichte eine ebene Platte bildet und dem „coelomyaren" mit rinnenförmiger Fibrillenschichte finden. (Fig. 4 *A a*.)

Von diesen letzteren bis zu völlig geschlossenen, röhrenförmigen Muskelzellen, bei welchen das Bildungsplasma einen axialen, von den contractilen Fibrillen allseitig umhüllten Strang bildet, ist wieder nur ein kleiner Schritt.

Unter den coelomyaren Muskelzellen beanspruchen die Längsfasern des Hautmuskelschlauches der Ascariden besonderes Interesse. Hier ist der Process der Umwallung des Sarkoplasmas von Seite der contractilen Substanz an den Enden vieler Muskelzellen bereits vollzogen, während in der Mitte das (von einem Sarkolemm umhüllte) Bildungsplasma mit dem Kern bruchsackförmig sich vorwölbt und im Vergleich zur Fibrillenschichte oft riesige Dimensionen erreicht (Fig. 5 *A*, *B*). Legt man durch die Mitte einer solchen Zelle einen Querschnitt, so bildet die contractile Substanz eine hufeisenförmige Figur, aus deren Innerem das Sarkoplasma hervorquillt; Querschnitte unweit der Enden der

Fig. 5 *B*.

Faser zeigen dagegen nur einen Ring aus contractiler Substanz, der einen spaltförmigen, mit Plasma erfüllten Raum umschliesst. In manchen Fällen ist die Aehnlichkeit in der Anordnung der Fibrillen auf dem Querschnitt der Längsmuskelschichte der Würmer und der gefalteten Muskellamelle gewisser Cnidarier ausserordentlich auffallend.

Die Muskelzellen der meisten übrigen Würmer stimmen in Bezug auf ihren feineren Bau mit den eben geschilderten Formen überein und zeigen entweder platymyaren, coelomyaren oder am häufigsten röhrenförmigen Typus. Unterschiede machen sich nur hinsichtlich der Grösse und Anordnung der einzelnen Muskelelemente, sowie in Bezug auf die relative Massenentwicklung des Sarkoplasmas und der contractilen Substanz geltend. Der fibrilläre Bau der Letzteren ist nicht in allen Fällen leicht zu erkennen, scheint aber, wie insbesondere die Untersuchungen von Rhode (l. c.) über die Muskulatur der Chaetopoden gezeigt haben, ganz allgemein verbreitet zu sein. Die einzelnen Primitivfibrillen werden von dem Bildungsplasma der Muskelzelle nur selten in einfacher Schichte, sondern meist in grosser Zahl ausgeschieden und liegen dann zu Platten angeordnet, welche, wie schon erwähnt wurde, die contractile Schichte auf dem Querschnitt radiär gestreift erscheinen lassen.

Während auf einer höheren Stufe der Entwicklung der feinere Bau der einzelnen Muskelzelle bei den Annulaten keine wesentliche Veränderung erleidet, herrscht andererseits eine grosse Mannigfaltigkeit in Bezug auf die Anordnung der Muskelelemente zu Bündeln und Strängen. Durchwegs finden wir auch hier wieder das Princip der Oberflächenvergrösserung durch Faltenbildung vertreten, und wie bei der einzelnen Muskelzelle durch Einkrümmung der ursprünglich ebenen Fibrillenplatte zu grösserer Massenentwicklung der contractilen Substanz Raum geschaffen wird, so sehen wir den gleichen Process sich wiederholen bei der Gruppirung einer Vielheit von Muskelzellen in der Längsmuskelschichte zahlreicher Annulaten. So zerfällt dieselbe bei Lumbricus agricola durch secundäre Einfaltung in Bündel, welche so zu sagen im Groben den Bau der coelomyaren Muskelzellen wiederholen. Wie hier die Gesammtheit der Fibrillen, so umschliesst bei den Längsmuskelbündeln von Lumbricus die Gesammtheit der Muskelzellen einen centralen Hohlraum, so dass, da die einzelnen Falten durch bindegewebige Scheidewände von einander getrennt sind, gesonderte Muskelstränge („Muskelkästchen") entstehen. Bei anderen Lumbriciden ist die Anordnung der Muskelzellen innerhalb eines „Kästchens" eine noch viel regelmässigere, indem dieselben in einfacher Schichte den centralen Spaltraum umgeben, wodurch der Querschnitt federförmig erscheint. Die dem Federschaft entsprechende Axe ist beiderseits besetzt von den schief gestellten Querschnitten der Myoplasten, welche die einander zugekehrten Flächen je zweier Kästchen bedecken (Fig. 6). Im Gegensatze hierzu bilden die Längsmuskelfasern bei Lumbricus olidus und vielen Oligochneten eine regellos geschichtete oder durch bindegewebige Septen in kleinere Gruppen getheilte Masse, wie dies auch bei den Hirudineen der Fall ist. Der ursprüngliche, epitheliale Charakter der Längsmuskeln erscheint daher in diesen und anderen Fällen nicht mehr deutlich in der Anordnung der einzelnen Elemente ausgeprägt; im Uebrigen stimmt der Bau der einzelnen Zelle in allen Fällen überein. Stets lässt sich eine contractile, fibrillär gebaute

Rindenschichte und eine ganz oder theilweise von jener umschlossene Marksubstanz (Sarkoplasma) unterscheiden. Der meist in Einzahl vorhandene Kern liegt entweder seitlich an der Kante oder Fläche der einzelnen Faser oder (wie besonders bei den Hirudineen) im Innern des centralen Plasmaraumes.

Wie bei den Cnidariern die Faltenbildung der Muskellamelle eine oft ganz ungemeine Entwicklung erreicht und sehr complicirte Querschnittsbilder bedingt, so ist dasselbe auch bei vielen Annulaten der Fall, und es zeigen insbesondere manche Polychaeten bei geringer Grösse der einzelnen platt bandförmigen Muskelzellen eine ausserordentlich verwickelte Anordnung derselben, so dass der Querschnitt der Längsmuskelschicht nicht selten geradezu ein dendritisches Aussehen gewinnt (Fig. 7).

Fig. 6. Querschnitt durch die Körpermuskulatur von Lumbricus maximus. (Nach Rhode.)

Fig. 7. Querschnitt der Körpermuskulatur von Protula protensa. (Nach Rhode.)

Als ein in mehrfacher Hinsicht besonders bemerkenswerthes Beispiel von Muskelzellen wirbelloser Thiere sollen hier noch die Muskelfasern der Cephalopoden genannt werden, deren eigenthümlicher Bau in neuester Zeit von Ballowitz eingehend untersucht wurde (10).

Isolirt stellen die Elemente der Cephalopodenmuskeln 1—2 mm lange schmale, etwas platte Spindelfasern dar, in deren Mitte ein länglich ovaler Kern liegt. Stets lässt sich bei stärkerer Vergrösserung leicht wieder die rings geschlossene Rindensubstanz und ein axialer Sarkoplasmastrang nachweisen. Die erstere zeigt eine sehr zierliche Structur, indem bei hoher wie bei tiefer Einstellung je ein System paralleler und in entgegengesetzter Richtung schräg verlaufender Linien erscheint, welche, wie eine mittlere Einstellung zeigt, direct in einander übergehen (Fig. 8). Dass es sich hier um den optischen

Ausdruck von Fasern handelt, welche „in continuirlichen Spiraltouren in der Rinde um die Marksubstanz herumlaufen", ergiebt sich besonders aus der Untersuchung theilweise zerrissener Muskelzellen. Je nach dem Contractionszustande ist die Steilheit der Windungen eine sehr wechselnde. Bei sehr flachen Muskelzellen scheinen beide Streifensysteme fast in derselben Ebene zu liegen, und es entsteht so das Bild der „doppelschräggestreiften" Muskelfasern, wie sie zuerst von Schwalbe (11) bei mehreren Evertebraten beschrieben wurden.

Schwalbe deutete diese Bilder in der Weise, dass er eine Zusammensetzung der Fasern aus rhombischen „Fleischtheilchen" annahm, während später Engelmann (12) die fibrilläre Structur

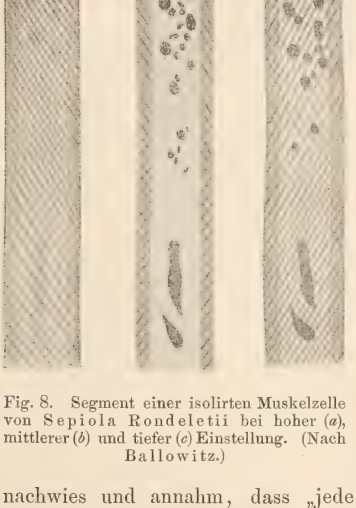


Fig. 8. Segment einer isolirten Muskelzelle von Sepiola Rondeletii bei hoher (*a*), mittlerer (*b*) und tiefer (*c*) Einstellung. (Nach Ballowitz.)

Fig. 9. Querschnitte durch Muskelzellen aus dem Mantel von Eledone moschata. (Nach Ballowitz.)

nachwies und annahm, dass „jede doppelschräggestreifte Faser aus zwei Systemen von Fibrillen besteht, welche in zur Faseroberfläche parallelen, concentrischen Lagen entgegengesetzt gewundene Schraubenlinien um die Faseraxe beschreiben." Weitere Aufschlüsse über den feineren Bau dieser Muskelzellen geben Querschnitte, die zunächst erkennen lassen, dass das Verhältniss zwischen Rinden- und Marksubstanz bei verschiedenen Elementen eines und desselben Schnittes ein ausserordentlich wechselndes ist. „Die Rinde kann schmal sein und dann einen grösseren axialen Hohlraum umschliessen; andere oft unmittelbar daneben liegende Querschnitte zeigen einen breiten Ring mit engem centralen Lumen" (verschiedene Contractionszustände). Fast bei allen Muskelzellen macht sich, besonders an gefärbten Querschnitten, eine radiäre Streifung der Rindensubstanz ganz ähnlicher Art bemerkbar, wie sie bereits oben an den Muskelzellen der Nematoden und Annulaten geschildert und als Ausdruck fibrillärer Structur gedeutet

wurde (Fig. 9). Dunkle und helle Querlinien wechseln in regelmässigster Weise ab, und es lässt sich nun leicht zeigen, dass die ersteren den Querschnitten durch die Spiralfasern entsprechen, welche demzufolge eine platt bandförmige Gestalt haben müssen, während die ungefärbten Radien eine Zwischensubstanz darstellen. Es ergiebt sich dies unter Anderem aus dem Umstande, dass sich bei Einstellung auf einen dickeren Querschnitt einer Muskelfaser „die dunklen Linien alle gleichzeitig in derselben Richtung gleich den Speichen eines Rades verschieben", wenn man den Tubus des Mikroskopes allmählich senkt. Es bilden demnach die Spiralfasern der Rinde platte Bänder, welche in einfacher Lage die ganze Dicke der Rinde durchsetzen. Wie man ohne Weiteres sieht, entsprechen diese Spirallamellen den radiären „Fibrillenplatten" der oben beschriebenen Muskelformen und zeigen demgemäss auch noch eine weitere Zusammensetzung aus ganz homogenen, feinen Fibrillen, den eigentlichen Elementarbestandtheilen der Rinde. Von grossem Interesse, besonders mit Rücksicht auf später noch zu erwähnende Thatsachen, ist das Verhalten der in Rede stehenden Muskelfasern gegen Goldchlorid. Es färbt sich dabei unter gewissen Umständen nur das axiale Sarkoplasma, sowie die durch andere Farbstoffe nicht tingirbare, die Windungen der Spirallamelle von einander trennende Zwischensubstanz. Jene selbst bleibt völlig ungefärbt. Wie aus den noch folgenden Mittheilungen hervorgehen wird, handelt es sich dabei um eine ganz allgemein bei allen Muskeln nachweisbare Reaction der plasmatischen Grundsubstanz (des Sarkoplasmas) einerseits, der contractilen Fibrillen andererseits, welche ein werthvolles Mittel für das Studium der Vertheilung beider innerhalb einer Faser an die Hand giebt. Man wird auf Grund dieser Reaction nicht fehlgehen, wenn man die natürlich ebenfalls in Form einer Spirallamelle angeordnete interfibrilläre Zwischensubstanz als identisch mit dem axialen Sarkoplasma bezeichnet, so dass die Rindensubstanz wohl auch in anderen Fällen nebst den contractilen Fibrillen noch Bildungsplasma enthalten dürfte, worauf ja die radiäre Streifung am Querschnitt unmittelbar hinweist. Leider fehlt es aber noch sehr an ausgedehnteren, vergleichenden und mit den neueren Hülfsmitteln angestellten Untersuchungen über den feineren Bau der Evertebratenmuskeln.

In seiner Abhandlung über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskelfasern theilt Knoll (13) zahlreiche Beobachtungen mit, welche sich allerdings weniger auf den feineren Bau der Rindensubstanz als auf das Verhältniss zwischen Sarkoplasma und contractiler Substanz sowohl der Muskeln von Wirbellosen wie auch von Wirbelthieren beziehen. Es lässt sich aus denselben unschwer erkennen, dass ein ähnlicher Bau, wie er eben von den Cephalopodenmuskeln geschildert wurde, auch den Muskelzellen der Lamellibranchier und Gastropoden in sehr vielen Fällen zukommt, wie dies ja auch aus Angaben früherer Forscher (H. Fol. 14) gefolgert werden durfte. Von besonderem Interesse erscheint das Vorkommen doppelschräggestreifter (in manchen Fällen auch quergestreifter) Muskelzellen im Schliessmuskel der Lamellibranchier. Hier hatte bereits vor Ballowitz Fol eine ganz analoge Auffassung der betreffenden Structurverhältnisse geltend gemacht, indem er die contractile Hülle der Spindelzellen als aus Fibrillen bestehend beschrieb, welche um die plasmatische Axe spiralig verlaufen. Das Bild der quadratischen oder

rhombischen Feldchen, welches Schwalbe zuerst beschrieb, führt Fol wie Ballowitz einfach auf die Kreuzung der beiden Hälften der Spiraltouren und zwar der oberhalb und unterhalb der Axe gelegenen zurück. Auch Rhode (l. c.) vertritt die gleiche Anschauung hinsichtlich der doppelschräggestreiften Muskelzellen mancher Würmer (Arenicola, Nephthys). In sehr vielen Fällen lässt der Schliessmuskel der Muscheln auf dem Durchschnitt schon makroskopisch zwei deutlich durch ihre Färbung und ihr sonstiges Aussehen von einander gesonderte Theile erkennen, deren einer meist weisslich, sehnenartig, der andere glasig durchscheinend, grau oder gelblich erscheint. Die spindelförmigen Muskelzellen des ersteren zeigen meist eine sehr ausgeprägte Längsstreifung als Ausdruck fibrillärer Structur, während die gestreckteren platten Fasern des grauen Antheiles sehr häufig doppelschräggestreift sind (Ostrea, Anodonta etc.) und in manchen Fällen sogar eine sehr deutliche Querstreifung erkennen lassen (Lima, Pecten). Wie später gezeigt werden soll, hängen diese Unterschiede der Structur mit Verschiedenheiten der Function eng zusammen, und es darf wenigstens für Pecten und Lima als sichergestellt betrachtet werden, dass die raschen klappenden Bewegungen, welche diese Thiere auszuführen im Stande sind, durch den quergestreiften Antheil des Schliessmuskels bewerkstelligt werden, während die glatten Fasern die dauernde, anhaltende Schliessung vermitteln. Die Beziehung der Querstreifung der Muskelfibrillen zur Raschheit der auszuführenden Bewegung zeigt sich auch schon bei den Epithelmuskeln der Cnidarier, wo, wie erwähnt, die verhältnissmässig raschen Schwimmbewegungen der Medusen durch quergestreifte Fibrillen vermittelt werden. Von dem gleichen Gesichtspunkte aus erklärt sich dann auch die fast ausnahmslos vorhandene Querstreifung der Muskelzellen des Herzens und des Kauapparates der Mollusken, die sich im Uebrigen hinsichtlich des feineren Baues der einzelnen Elemente den bereits geschilderten Muskelzellformen unmittelbar anschliessen. Immer handelt es sich um spindelförmige, oft verzweigte, geflechtbildende Faserzellen, welche, wie besonders Querschnitte zeigen, meist sehr reich an axial gelegenem Sarkoplasma sind, das von der schmalen fibrillären Rindenschichte in der Regel vollkommen, bisweilen aber auch nur theilweise umschlossen

Fig. 10. Querschnitte durch Muskelzellen von Mollusken. (Nach Knoll.) *a* Herz von Aplysia punctata; *b* Herz von Aplysia limacina; *c* Buccalmasse von Carinaria; *d* Längsansicht von Muskelzellen aus der Buccalmasse von Aplysia punctata.

wird; diese letztere zeigt am Querschnitt wieder sehr häufig eine deutliche radiäre Streifung als Ausdruck einer regelmässigen Abwechslung von Schichten fibrillärer Substanz und Sarkoplasma. Bisweilen umgeben die Fibrillen-(bündel?) nur wie ein einfacher Kranz von Punkten den Plasmakörper der Zelle (Fig. 10, *a*); in anderen Fällen wieder scheint die Rindenschichte einer zusammenhängenden Lage contractiler Substanz zu entsprechen (Fig. 10, *c*).

Wie eine auch nur oberflächliche Vergleichung von Querschnitten durch die Herz- oder Kaumuskulatur einerseits, den Schliess- beziehungsweise Fussmuskel der Lamellibranchier und Gastropoden andererseits zeigt, gestaltet sich das Massenverhältniss zwischen dem Sarkoplasma und den von diesem ausgeschiedenen contractilen Fibrillen in beiden Fällen sehr verschieden. Während bei den Zellen des Schliess- und Fussmuskels das Bildungsplasma gegenüber der contractilen Substanz vergleichsweise sehr in den Hintergrund tritt, überwiegt dasselbe umgekehrt bei den Herz- und Kaumuskeln sehr beträchtlich. Man kann mit Knoll, der diese Unterschiede zuerst systematisch untersuchte, die ersteren als plasmaarme (helle) den plasmareichen Herz- und Kaumuskelzellen gegenüberstellen, welche deshalb auch viel weniger durchsichtig, „trüb" erscheinen. Fragen wir, ob auch diesem Structurverhältniss, wie der Querstreifung eine functionelle Bedeutung zukommt, so kann die Antwort nach den vergleichenden Untersuchungen von Knoll nicht zweifelhaft sein, besonders wenn man später noch zu erwähnende Beobachtungen an den Muskeln höherer Thiere mit berücksichtigt. Es ist von vornherein klar, dass die Herz- und Buccalmuskulatur eine viel grössere und vor Allem eine viel anhaltendere Arbeitsleistung zu vollbringen hat, als der nur zeitweise thätige Schliessmuskel der Muscheln oder die Fussmuskulatur der Schnecken, und da nun, wie noch gezeigt werden soll, das Bildungsplasma zur Ernährung der contractilen Substanz in nächster Beziehung steht, so erscheint das erwähnte Verhalten leicht begreiflich. Eine wesentliche Unterstützung erhält diese Anschauung durch die Thatsache, dass die Muskeln des zur Flosse umgestalteten und in fortdauernder Bewegung begriffenen Fusstheiles von Carinaria sowohl hinsichtlich der Querstreifung der Fibrillen wie bezüglich des grossen Sarkoplasmareichthumes dem Typus der trüben, plasmareichen Muskelzellen entsprechen, welcher für die Buccal- und Herzmuskeln der Mollusken charakteristisch ist. Hand in Hand mit dem grösseren Sarkoplasmareichthum geht oft eine mehr oder weniger ausgeprägte Färbung der betreffenden Muskelelemente. So erscheint der Herzmuskel wie auch die Kaumuskeln vieler Mollusken gelblich, röthlich oder selbst tiefroth gefärbt.

Ein besonders interessantes Beispiel plasmareicher Muskelzellen bieten unter den Wirbellosen nach den Untersuchungen von Knoll die dünnen Muskelbänder des Mantels der Salpen (S. maxima, africana, Pelesii). Die quergestreiften, cylindrischen Fasern sind sehr lang und an den Enden kegelförmig zugespitzt. Sie lassen sich der Länge nach sehr leicht in feinere Bündel und Fibrillen spalten, was durch das ausserordentlich reichlich vorhandene, die Fibrillenkomplexe trennende Sarkoplasma bedingt wird, welches, wie Querschnitte zeigen, nicht nur in der Axe jeder Faser eine mächtige Ansammlung bildet, sondern sich auch in breiten, radiären Zügen nach der Peripherie erstreckt und so die contractile, deutlich fibrilläre Rindenschichte in

einzelne Blätter sondert (Fig. 11). Es wiederholt sich hier gewissermaassen im Groben dasselbe Structurverhältniss wie bei der nur sehr viel feiner radiär gestreiften Rindenzone der Muskelzellen vieler Würmer und Mollusken. Ein sehr wesentlicher Unterschied zeigt sich aber darin, dass hier die contractile Substanz nicht wie in allen bisher besprochenen Fällen ausschliesslich an der Peripherie der Bildungszelle zur Ausscheidung gelangt, sondern auch innerhalb des centralen Sarkoplasma in Form von grösseren und kleineren Bündeln („Muskelsäulchen"). Es bilden in Folge dessen, wie Knoll richtig hervorhebt, die Salpenmuskeln gewissermaassen einen Uebergang zu gewissen Arthropoden und Wirbelthiermuskeln, bei welchen ähnliche Structurverhältnisse vorkommen. So zeigen beispielsweise Querschnitte durch die Herzmuskulatur von Crustaceen in Bezug auf die Anordnung des Sarkoplasmas und der contractilen Substanz oft eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den eben beschriebenen Salpenmuskeln; nur ist das Sarkoplasma womöglich noch reichlicher entwickelt und

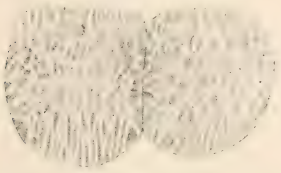


Fig. 11. Querschnitte durch zwei Muskelzellen von Salpa Pelesii. (Nach Knoll.)

Fig. 12. Querschnitt durch eine Muskelzelle aus dem Herzen vom Hummer. (Nach Knoll.)

liegen alle „Muskelsäulchen" im Innern der Bildungszelle (Fig. 12). Der ungewöhnliche Plasmareichthum erklärt sich in beiden Fällen wieder durch die fortdauernde, angestrengte Arbeitsleistung, welcher diese Muskeln genügen müssen.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich mit völliger Bestimmtheit, dass zwischen den verschiedenen Muskelzellen bei Wirbellosen (von den Muskelfasern der Arthropoden abgesehen) keine sehr durchgreifenden Unterschiede in Bezug auf den Bau bestehen, ein Satz, der, wie die folgenden Mittheilungen zeigen werden, für die Muskeln der Wirbelthiere nicht in gleicher Weise gilt, indem hier die Muskeln der vegetativen Organe sich in der Regel sehr auffallend, sowohl in Bezug auf die morphologischen wie physiologischen Eigenschaften von den Elementen der animalen Muskeln unterscheiden. Hiermit deckt sich im Allgemeinen die gewöhnliche Eintheilung der Wirbelthiermuskeln in zwei Hauptgruppen, die der glatten und quergestreiften. Die letzteren werden ihrer grösseren Länge wegen gewöhnlich als Muskelfasern im engeren Wortsinne den einkernigen Muskelzellen gegenübergestellt.

Den glatten und quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Evertebraten schliessen sich naturgemäss die glatten Muskeln und die quergestreiften Zellen des Herzmuskels der Wirbelthiere an, mit jenen darin übereinstimmend, dass es sich meist um kürzere, fast immer einkernige Elemente von mehr oder weniger deutlich fibrillärer Structur handelt, welche, von der Fläche gesehen, in der Mehrzahl der Fälle gestreckt spindelförmig erscheinen. Was speciell die glatten Muskel-

zellen anlangt, so sind dieselben nicht selten faserartig in die Länge gezogen, ohne dass damit jedoch eine Kernvermehrung verbunden wäre.

Im Querschnitt erscheinen die contractilen Faserzellen entweder rundlich (wenn einzeln verlaufend), oder durch gegenseitige Abplattung der dicht gedrängten Elemente polygonal und nicht selten bandförmig abgeflacht. Der länglich-ovale, oft „stäbchenförmige" Kern liegt stets in der Mitte der Zelle, umgeben von einer etwas reichlicheren Ansammlung von Bildungsplasma. Sofern die bereits erwähnte fibrilläre Structur gut zu erkennen ist, was nicht immer zutrifft, erscheinen die Fibrillen als eine sehr grofse Zahl feiner, der Längsaxe der Zellen parallel verlaufender glatter cylindrischer Fasern, welche, wie besonders Querschnitte zeigen, in eine homogen erscheinende Masse (Sarkoplasma) eingebettet liegen (Fig. 13). Während aber in fast allen bisher betrachteten Fällen (bei Wirbellosen) die Fibrillen nur einen Theil des Querschnittes ausfüllen, das Sarkoplama ringförmig oder segmental umfassend, erscheinen die Fibrillen auf dem Querschnitt der glatten Muskelzellen der Vertebraten in der Regel gleichmässig über die ganze Fläche vertheilt. Es muss als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnet werden, dass Fibrillen auch in den Fällen vorhanden sind, wo sie bisher nicht dargestellt werden konnten. Bisweilen sind sie aber ausserordentlich deutlich und erscheinen beispielsweise an Fasern des Froschmagens nach Engelmann (12) auf dem Querschnitt bei scharfer Einstellung als kleine kreisrunde Punkte oder Felder, die beim Heben und Senken des Focus nicht verschwinden. Die Zahl der Fibrillen am Querschnitt nimmt nach dem Ende jeder Zelle hin ab, was durch die ungleiche Länge derselben bedingt wird (Engelmann). Da die Fibrillen sehr stark lichtbrechend sind, so lassen sich die Grenzen benachbarter Zellen bisweilen kaum erkennen, so dass stellenweise eine solche Muskelschichte eine einzige ungegliederte Fibrillenmasse zu sein scheint.

Fig. 13. Mittlerer Theil einer isolirten glatten Muskelzelle des Froschmagens (nach Engelmann).

In der Mehrzahl der Fälle kommen glatte Muskelfasern nicht vereinzelt, sondern in der mannigfaltigsten Weise zu Strängen, Bündeln, Häuten oder auch umfangreichen Massen verbunden vor. Oft findet man dünnere und lockere Muskel-Zellenbündel zu einem Muskelnetze mit engeren oder weiteren Maschen vereinigt, indem benachbarte Züge sich durch Aeste mit einander verbinden. Als Beispiel eines solchen schönen und weitmaschigen Netzes kann die Blase der Amphibien dienen. Bei Wirbellosen findet man ähnliche Geflechte einkerniger Muskelzellen beispielsweise im Herzen von Mollusken, in den Saugfüsschen der Echinodermen u. a. a. O.

Als Beispiel des Baues einer aus glatten Muskelzellen bestehenden Haut kann am besten der Darm der Wirbelthiere dienen, wo die Anordnung der Faserzellen in zwei sich rechtwinklig überkreuzende Schichten, die für die meisten Hohlorgane, in deren Wand glatte Muskelfasern eingelagert sind, charakteristisch ist, besonders deutlich

hervortritt. Aehnliche Verhältnisse, d. i. eine Längs- und Ringmuskelschichte, innerhalb deren die Faseraxen senkrecht zu einander stehen, findet man z. B. auch am Ureter und unter den Wirbellosen im Hautmuskelschlauch der Würmer.

Eine Frage, welche physiologisch von grösstem Interesse ist, betrifft die anatomischen Beziehungen benachbarter Muskelzellen zu einander.

Eine Reihe physiologischer Thatsachen schien auf das Vorhandensein einer directen Leitung von Zelle zu Zelle innerhalb gewisser glattmuskeliger Theile hinzuweisen, lange bevor von Seite der Histologen dieser Vermuthung eine begründete Unterlage gegeben wurde. Der Gedanke eines directen, durch Plasmabrücken vermittelten Zusammenhanges benachbarter zelliger Elemente, der ja keineswegs neu ist, hat bekanntlich auf botanischem Gebiete in neuerer Zeit in ausgedehntester Weise Bestätigung gefunden, und auch in der thierischen Histologie sind solche Zellbrücken an gewissen Objecten seit langem bekannt (Stachel- oder Riffzellen im Epithel). Ganz analoge Structurverhältnisse wurden in neuerer Zeit auch an glatten Muskelzellen beschrieben. Auf Querschnitten durch dichtere Anhäufungen derselben scheinen die einzelnen Elemente durch eine homogene Kittsubstanz mit einander verbunden zu sein, die sich ihren Reactionen zufolge ähnlich der Kittsubstanz der Endothelien verhält. Unter Anwendung bestimmter, sehr schonender Härtungsmethoden lässt sich jedoch bei starker Vergrösserung erkennen, dafs die einzelnen Zellen in der Querrichtung mittels zarter protoplasmatischer Brücken zusammenhängen, zwischen denen kleine Intercellularräume übrig bleiben (Fig. 14).

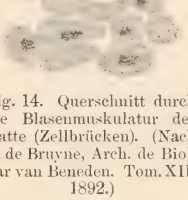


Fig. 14. Querschnitt durch die Blasenmuskulatur der Ratte (Zellbrücken). (Nach C. de Bruyne, Arch. de Biol. par van Beneden. Tom. XII. 1892.)

So häufig eine starke Pigmentirung einkerniger Evertebratenmuskeln vorkommt, so selten findet sich eine ausgeprägtere Färbung bei glatten Muskelzellen der Wirbelthiere. Zu erwähnen wären etwa die lebhaft rothen Muskeln im Muskelmagen vieler Vögel, sowie auf der anderen Seite die dicht mit schwarzbraunen Pigmentkörnchen erfüllten contractilen Faserzellen in der Iris vieler Fische und Amphibien, welchen diese nach Steinach ihre directe Reizbarkeit durch Licht verdankt (15).

Einer besonderen Erwähnung bedürfen gewisse sehr eigenthümliche Bilder, welche man von glatten Muskelfasern erhält, die im Zustande der Contraction fixirt wurden. Es zeigt sich dann oft eine sehr regelmässige Querstreifung, welche offenbar durch Contractionswülste bedingt wird, die in regelmässigen Abständen einander folgen.

Nachdem Heidenhain schon 1861 (16) auf derartige Bilder aufmerksam gemacht hatte, wurde neuerdings auf diese leider nicht genügend untersuchten Verhältnisse von Drasche hingewiesen (17).

Er beobachtete an der contrahirten Muskelhülle der Giftdrüsen des Salamanders eine sehr regelmässige Querstreifung der einzelnen Faserzellen, welche dadurch bedingt war, dass durch die Contraction an der unteren Fläche der Muskeln sehr zierliche Querleistchen, ja grosse, quergestellte Flügel auftreten! Ich selbst habe ähnliche, sehr zierliche Bilder an den Muskelzellen eines Katzendarmes, der in Al-

kohol gehärtet worden war, beobachtet. Mir machten die überaus scharf begrenzten, stark lichtbrechenden Querwülste durchaus den Eindruck von lokalen (fixirten) Contractionswellen, wie solche auch an gewissen quergestreiften Muskeln unter Umständen hervortreten.

Wenn man von den Arthropoden absieht, welchen einkernige Muskelzellen überhaupt gänzlich zu fehlen scheinen, so bildet, wie die oben gegebene Uebersicht lehrt, der Befund echter Querstreifung, d. i. eine Abgliederung jeder einzelnen Fibrille in Schichten von verschiedenem optischen Verhalten bei Muskelzellen eine relativ seltene Ausnahme, auf deren physiologische Bedeutung schon oben hingewiesen wurde.

Die viel häufigere Schrägstreifung steht nach dem bereits hierüber Bemerkten mit der Querstreifung in keinerlei Beziehung, indem hierbei die einzelne Fibrille keine weitere Differenzirung erkennen lässt und nur durch Richtung und Verlauf von dem gewöhnlichen Verhalten abweicht. Den von Knoll(18) neuerdings vertretenen Anschauungen, wonach zwischen Schrägstreifung und echter Querstreifung keine scharfen Grenzen bestehen würden, so dass eine und dieselbe Zelle in verschiedenen Zuständen bald schräg, bald quergestreift erscheinen kann, vermag ich mich zunächst nicht anzuschliessen, glaube vielmehr, dass es sich hierbei theils um verschiedene Contractionszustände benachbarter Fibrillen, theils um Verschiebungen derselben in der Längsrichtung (Verwerfungen) handelt.

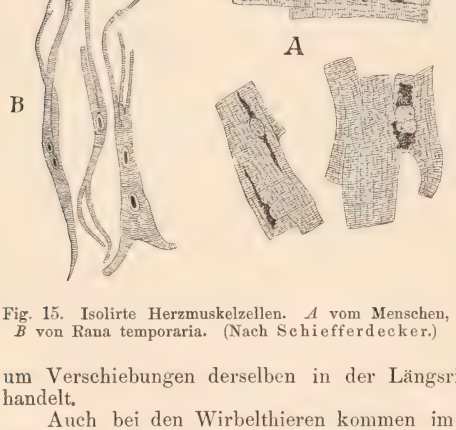


Fig. 15. Isolirte Herzmuskelzellen. *A* vom Menschen, *B* von Rana temporaria. (Nach Schiefferdecker.)

Auch bei den Wirbelthieren kommen im entwickelten Zustande quergestreifte, ein- oder zweikernige Muskelzellen nur ausnahmsweise vor, so insbesondere im Herzmuskel und in einer sehr eigenthümlichen Entwickelung im Endocard der Wiederkäuer, des Pferdes, Schweines und anderer Säugethiere, sowie gewisser Vögel. In Bezug auf die Form stimmen die Elemente des Herzmuskels entweder im Allgemeinen mit den spindelförmigen, glatten Faserzellen überein (Fische, Amphibien), obschon sie vielfach Unregelmässigkeiten (Verzweigung und Ausläufer) zeigen, oder sie bilden ziemlich unregelmässige, cylindrische oder abgeplattete Zellkörper, welche an ihren Enden durch kurze, breite, mit ebenen Flächen aneinanderstossende Fortsätze mit benachbarten Zellelementen zu netzförmig anastomosirenden Balken verbunden sind (Säuger, Vögel, Reptilien) (Fig. 15). In manchen Fällen lassen diese letzteren noch deutlich die sie zusammensetzenden Zellen erkennen (Fische, Amphibien), während dieselben an-

dere Male kaum mehr oder nur schwer zu erkennen sind. Die erwähnten Haupttypen der Herzmuskelzellen sind durch zahlreiche Uebergangsformen mit einander verbunden. Wie in vielen Fällen die glatten Muskelelemente, so bilden auch die Herzmuskelzellen unter einander nicht nur im anatomischen, sondern auch im physiologischen Sinne ein Continuum, indem sie ähnlich wie viele Epithelien und Endothelien durch eine mit $AgNO_3$ sich schwärzende Kittsubstanz mit einander verbunden sind, durch welche hindurch die Leitung des Erregungsvorganges möglich scheint. Ob es sich auch hier um ein ähnliches Anastomosiren benachbarter Zellkörper durch Plasmabrücken handelt, wie bei manchen glatten Muskeln, ist nicht sicher festgestellt.

Sehr bemerkenswerth ist die Gruppirung der quergestreiften Fibrillen innerhalb des Bildungsplasmas (Sarkoplasmas), welches stets sowohl bei Wirbellosen, wie bei Wirbelthieren in reichlicher Menge vorhanden ist, so dass die übrigens membranlosen Herzmuskelzellen zu den ausgeprägt „trüben" Muskeln zu rechnen sind, womit ihre leichte Spaltbarkeit in Fibrillen und Fibrillenbündel im Einklang steht. In Bezug auf das Querschnittbild schliessen sich die Herzmuskelzellen der Fische und Amphibien denen der Cephalopoden und Gastropoden unmittelbar an, indem jede Spindelzelle eine reich entwickelte centrale, den Kern einschliessende Marksubstanz erkennen lässt, welche von der aus quergestreiften, oft in radiären Blättern angeordneten Fibrillen bestehenden Rindensubstanz rings umschlossen wird.

Aehnlich verhält es sich auch bei dem Herzen der Reptilien und Vögel, und erscheint insbesondere die contractile Rinde bei den letzteren oft sehr deutlich radiär gestreift. Auch bei den Säugethieren gehören die Elemente des Herzmuskels, der, wie auch bei den anderen Wirbelthieren, immer tiefroth gefärbt ist, zu den protoplasmareichsten des Körpers. In Bezug auf die Vertheilung von Sarkoplasma und Fibrillen gleichen dieselben sehr den oben beschriebenen Spindelzellen der Salpen, indem die Fibrillenbündel („Muskelsäulchen" Kölliker's) nicht nur eine periphere Rindenzone bilden, sondern auch innerhalb des centralen, kernführenden Axenplasmas zur Entwickelung gelangen (Fig. 16). Das letztere bildet um den etwa in der Mitte der einzelnen Zelle gelegenen Kern in der Regel eine etwas grössere Anhäufung. Die Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) zeigen bei verschiedenen Säugethieren eine ziemlich wechselnde Form und Anordnung. Sehr häufig sind auch hier wieder radiär gestellte bandförmige, im Querschnitt streifenförmige Fibrillenbündel, wie solche zwar häufig bei Evertebraten, sowie gewissen Muskeln niederer Wirbelthiere vorkommen, bei Säugethieren aber nur im Herzen gefunden werden (Meerschweinchen, Hund). Oft findet man neben diesen bandförmigen Muskelsäulchen, welche eine im Querschnitt radiär gestreifte blättrige Rindenzone bilden, auch noch prismatische von rundlichem oder polygonalem Querschnitt im Centrum der Muskelzelle

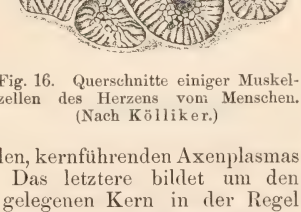


Fig. 16. Querschnitte einiger Muskelzellen des Herzens vom Menschen. (Nach Kölliker.)

(Pferd, Mensch) (Fig. 16). In manchen Fällen endlich (Schwein) kommen überhaupt nur solche vor.

Im Allgemeinen wird man daher sagen müssen, dass mit Rücksicht auf ihre histologische Structur die Herzmuskelzellen eine grosse Aehnlichkeit mit gewissen Muskeln niederer Thiere, bezüglich Entwickelungsstadien quergestreifter, vielkerniger Muskelfasern zeigen und daher in gewissem Sinne einen embryonalen Charakter behalten haben. Dies gilt nicht nur hinsichtlich des so sehr in die Augen fallenden Reichthums an Sarkoplasma, sondern auch in Bezug auf Form und Anordnung der „Muskelsäulchen" und die centrale Lage des Zellkernes.

Mit den quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Evertebraten bilden die Elemente des Herzmuskels der Wirbelthiere und besonders der Säuger den Uebergang zu der in anatomischer und physiologischer Beziehung höchststehenden Form der Muskeln, den

Quergestreiften vielkernigen Muskelfasern,

welche unter den Wirbellosen nur den Arthropoden zukommen, bei den sämmtlichen Wirbelthieren dagegen die Hauptmasse der Muskeln bilden.

Man nahm früher, hauptsächlich gestützt auf die Vielkernigkeit der quergestreiften Muskelfasern, vielfach an, dass dieselben einer verschmolzenen Reihe mehrerer Zellen (einem „Syncytium") entsprechen, doch ist es gegenwärtig als sichergestellt anzusehen, dass jeder quergestreiften Muskelfaser der Werth einer einfachen Zelle zukommt, indem sie sich aus einer solchen entwickelt. Ursprünglich handelt es sich um einkernige, spindelförmige Zellen, die sich ungemein verlängern, während der Kern sich durch wiederholte Theilung rasch vermehrt. In der Folge wachsen dann die langen vielkernigen Spindeln nicht nur noch weiter in die Länge, sondern sie werden auch viel breiter, während sich aus dem an Masse zunehmenden Protoplasma (Sarkoplasma) allmählich quergestreifte Fibrillen differenziren, welche, wie sich schon in der Längsansicht, besser noch auf Querschnitten erkennen lässt, zunächst nicht die ganze Dicke der Fasern durchsetzen, sondern stets oberflächlich als eine röhrenförmige Scheide oder (wie bei manchen niederen Wirbelthieren) in Gestalt eines seitlich gelegenen Segmentes angeordnet sind, so dass das kernführende Bildungs(Sarko-)plasma wie in einem Canal oder in einer Rinne eingeschlossen liegt (Fig. 17). Es besteht somit ein ganz ähnliches Verhältniss zwischen dem letzteren und den ausgeschiedenen Fibrillen **vorübergehend**, wie es bei den zeitlebens einkernigen Myoplasten der Mehrzahl der Evertebraten dauernd gefunden wird. Im Verlaufe der Entwickelung nimmt die Anfangs ausserordentlich dünne periphere Schicht von Fibrillen auf Kosten des Sarkoplasmas

Fig. 17. Embryonale Muskelfasern; *a* vom Menschen, *b* vom Frosch. (Nach Kölliker.)

mehr und mehr an Masse zu, so dass schliesslich in der Regel das umgekehrte Verhältniss wie im Beginn besteht, indem die Fibrillen die Hauptmasse der völlig entwickelten Muskelfaser bilden, während Reste des Bildungsplasmas nebst zahlreichen Kernen in wechselnder Menge und Anordnung die Fibrillenmasse durchsetzen. Jede Faser stellt dann ein langes, cylindrisch-prismatisches Gebilde mit conisch zulaufenden oder abgestumpften Enden dar. In der Regel ungetheilt, kommen auch mehr oder weniger reich verzweigte vielkernige Muskelfasern, ja selbst Netze von solchen vor.

Die vielkernigen quergestreiften Muskelfasern gehören zu den grössten Zellen, welche überhaupt vorkommen. Schon die noch einkernigen spindelförmigen Myoplasten menschlicher Embryonen von 7—8 Wochen erreichen nach Kölliker eine Länge von 132—176 μ und wenig später von mehr als 300 μ.

Nach Felix finden sich unter den voll entwickelten Muskelfasern solche, die sicher länger sind als 12 cm, wobei zu berücksichtigen ist, dass die Faser dabei nicht einmal in ihrer ganzen Länge erhalten war. Die Dicke ist im Verhältniss hierzu sehr gering, am grössten in einem früheren Entwickelungsstadium. So erreichen nach Felix beim Menschen schon im dritten Monat die Muskelfasern den erheblichen Durchmesser von 13—19 μ, was bei älteren Embryonen nur selten und erst wieder bei Neugeborenen beobachtet wird.

Die Länge der einzelnen Primitivfasern steht in keinem regelmässigen Verhältniss zu der Länge der aus ihnen bestehenden Muskeln. Während man früher der Meinung war, dass die Muskelfasern in ihrer Länge im Allgemeinen den gröberen Muskelbündeln, bezw. dem ganzen Muskel entsprechen, ist es gegenwärtig als sichergestellt zu betrachten, dass besonders in längeren Muskeln zahlreiche Fasern frei enden, also kürzer sind, als der Gesammtmuskel. Dabei sind entweder beide freien Enden zugespitzt, die ganze Faser daher spindelförmig, oder es ist nur ein Ende frei, während das andere abgestumpfte mit der Sehne in Verbindung steht. In kleinen Muskeln besitzen dagegen nach Kölliker alle Muskelfasern die Länge des Gesammtmuskels und enden meist beiderseits abgerundet.

Fast alle quergestreiften vielkernigen Muskelfasern (eine Ausnahme bilden nur gewisse Arthropodenmuskeln) besitzen eine deutlich nachweisbare Hülle, das Sarkolemma, welches eine dünne durchsichtige, völlig structurlose Membran darstellt, die den Inhalt des Primitivbündels (Sarkoplasma mit den Kernen und Fibrillen) unmittelbar und dicht umschliesst; es ist daher auch nur an Stellen gut sichtbar, wo entweder in Folge von Verletzungen der Faser oder sonstigen Einwirkungen der Inhalt des Muskelschlauches sich von der Wand zurückgezogen oder umgekehrt die letztere sich blasig abgehoben hat (durch eingedrungenes Wasser).

Das Sarkolemma, welchem nach Kölliker bei den Wirbelthieren die Bedeutung einer echten Zellmembran zukommt, ist schon in frühen Entwickelungstadien der Muskelfasern als ein äusserst zartes Häutchen nachweisbar, welches von Anderen als ein Product des die Muskelzelle umgebenden Bindegewebes angesehen wird.

Der gewöhnlich üblichen Bezeichnung entsprechend, erscheinen die vielkernigen Muskelfasern in der Regel mehr oder weniger deutlich quer, d. i. senkrecht zur Faseraxe gestreift, eine Eigenthümlichkeit,

welche sie mit manchen einkernigen Muskelzellen der Evertebraten und Wirbelthiere teilen, und die auch in beiden Fällen, wie gezeigt werden wird, auf dieselben Ursachen zurückzuführen ist.

Fast in allen Fällen bemerkt man nebst der Querstreifung auch noch eine auf den fibrillären Bau zurückzuführende Längsstreifung, welche bald sehr fein ist, bald wieder den Faserinhalt in relativ grobe Bündel theilt. Auch ist das Verhältniss der Deutlichkeit, mit welcher die Quer- und Längsstreifen gleichzeitig ausgeprägt erscheinen, bei verschiedenen Muskelfasern ein ausserordentlich wechselndes. Während in manchen Fällen die Querstreifung kaum merklich, dagegen die Längsstreifung sehr ausgeprägt hervortritt, beobachtet man in anderen Fällen ein gerade gegentheiliges Verhalten. Selbst verschiedene Stellen einer und derselben Faser können in dieser Beziehung ein sehr wechselndes Aussehen darbieten.

Es hängt dies im Wesentlichen ab von dem Verhältniss zwischen den contractilen Fibrillen und dem zwischen ihnen befindlichen Sarkoplasma, welches, wie insbesondere neuere Untersuchungen gezeigt haben, sich sowohl bei den Muskeln verschiedener Thiere, wie auch bei verschiedenen Muskeln einer Thierspecies ausserordentlich wechselnd gestalten kann. Wie schon erwähnt, giebt hierüber die Untersuchung des Querschnittes den besten und sichersten Aufschluss. Was an einem solchen unter allen Umständen auffällt, ist die auch in der völlig entwickelten Faser ungleichmässige Vertheilung der Fibrillen über den Querschnitt. Es sind dieselben zu kleineren oder grösseren Bündeln (Muskelsäulchen) zusammengeordnet, welche durch mehr oder weniger dicke Scheiden (in der Längsansicht Streifen) von Sarkoplasma (Zwischensubstanz, interfibrilläre Substanz, Sarkoglia) von einander getrennt sind, wie dies auch bekanntlich bei vielen glatten und quergestreiften einkernigen Muskelzellen der Fall ist. Je reichlicher das Sarkoplasma vorhanden ist, um so leichter zerfällt bei dem Versuche der Zerfaserung ein Primitivbündel in „Muskelsäulchen" d. i. Fibrillenbündel, die durch geeignete Mittel noch weiter in die eigentlichen elementaren Fibrillen gespalten werden können. Wie bei den einkernigen Muskelzellen, so lassen sich auch bei den vielkernigen Muskelfasern im Allgemeinen zwei verschiedene Formen oder Typen von „Muskelsäulchen" unterscheiden. Entweder bilden dieselben, wie bei vielen Evertebratenmuskeln, plattbandförmige Bündel, welche nur aus einer oder wenigen Reihen von Fibrillen zusammengesetzt sind oder (und es ist dies der häufigere Fall) die Bündel erscheinen cylindrisch oder prismatisch, auf dem Querschnitt also kreisrund oder polygonal.

Wenn, wie in der Mehrzahl der Fälle, prismatische Muskelsäulchen durch eine verhältnissmässig geringe Menge von „Zwischensubstanz" von einander getrennt sind, entsteht auf dem Querschnitt das Bild einer Mosaik polygonaler Feldchen, welches zuerst von Cohnheim beschrieben wurde; man bezeichnet daher wohl auch diese Querschnitte der Muskelsäulchen als „Cohnheimsche Felder" (Fig. 18 *a*, *b*). Ob das die Muskelsäulchen rings einscheidende Sarkoplasma auch zwischen die einzelnen Fibrillen selbst eindringt, ist fraglich; Rollett bestreitet dies, während Kölliker ein in äusserst geringer Menge vorhandenes, mit dem Sarkoplasma identisches Querbindemittel annimmt, das jedoch nur bei ganz starken

Vergrösserungen erkannt wird und jede Fibrille ihrer ganzen Länge nach umhüllt und bekleidet.

Von diesem letzteren Gesichtspunkte aus lässt sich daher jede Muskelfaser auffassen als ein Bündel von Fibrillen, die durch eine stellenweise reichlicher angehäufte Zwischensubstanz zusammengehalten werden. „Je nachdem diese Ansammlungen zahlreicher oder minder häufig sind, sind auch die Muskelsäulchen grösser oder kleiner, schärfer oder schwächer ausgeprägt.“ (Kölliker.)

Das Mengenverhältniss zwischen den beiden Hauptbestandtheilen des Inhalts einer Muskelfaser, den Fibrillen (der „Rhabdia“ Kühne's) und dem Sarkoplasma, ist, wie schon erwähnt wurde, bei verschiedenen Thieren und bei verschiedenen Muskeln desselben Thieres ein äusserst verschiedenes, und das Gleiche gilt auch hinsichtlich der Lage der Kerne. Man kann in dieser Beziehung wieder zwei Gruppen von quergestreiften Fasern der Wirbelthiere unterscheiden, solche mit reichlich vorhandenem und solche mit spärlichem

Fig. 18. *a* Querschnitt durch eine Muskelfaser vom Kaninchen (Fibrillenbündel dunkel, Sarkoplasma hell). (Nach Kölliker.) — *b* Querschnitt durch eine Muskelfaser vom Frosch; links sind die Querschnitte der Fibrillen eingezeichnet. (Nach Schiefferdecker.)

Sarkoplasma. Die ersteren erscheinen in Folge der gewöhnlich reichlich im Sarkoplasma eingebetteten „insterstitiellen Körnchen“ bei mikroskopischer Betrachtung in der Regel ziemlich trübe, mit undeutlicher Quer-, dagegen sehr ausgeprägter Längsstreifung.

Demgegenüber erscheinen die plasmaarmen Fasern heller durchscheinend und gewöhnlich sehr scharf quergestreift. In ganz demselben Sinne haben wir bereits oben bei Erörterung des Baues der einkernigen Muskelzellen der Evertebraten und Wirbelthiere helle und trübe, plasmaarme und plasmareiche Elemente zu unterscheiden Veranlassung gehabt und insbesondere die Herzmuskelzellen als durchweg „trübe“ und plasmareich kennen gelernt. Ein besonders typisches Beispiel plasmareicher, vielkerniger Muskelfasern von Wirbelthieren bieten die Flossenmuskeln des Seepferdchens (Hippocampus). Auf dem Querschnitt sieht man ähnlich wie bei den oben beschriebenen Muskeln der Salpen oder der Muskulatur des Herzens von Crustaceen bandförmige und platte Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) in ziemlich unregelmässig verschlungenen Gruppen und Säulen in das überaus reichlich entwickelte Sarkoplasma eingebettet, das auch eine dicke Rindenschicht bildet, innerhalb deren die Kerne

gelegen sind (Fig. 19). Aehnliche bandförmige Muskelsäulchen finden sich in den Muskeln der Seitenlinie des Karpfens, die sich ebenso auch durch eine mächtige Ansammlung von kernführendem Sarkoplasma dicht unter dem Sarkolemma auszeichnen (Fig. 20).

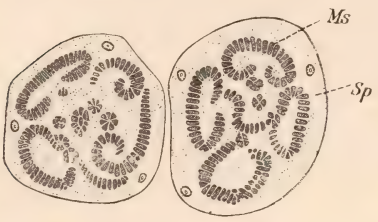


Fig. 19. Querschnitte durch zwei Flossenmuskelfasern von Hippocampus; *Ms* Fibrillenbündel (Muskelsäulchen), *Sp* Sarkoplasma. (Nach Rollett.)

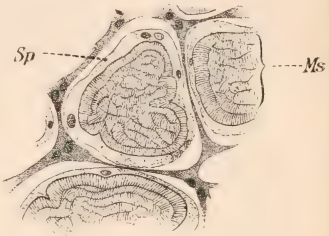


Fig. 20. Querschnitte von Muskelfasern der Seitenlinie des Karpfens. (Nach Kölliker.)

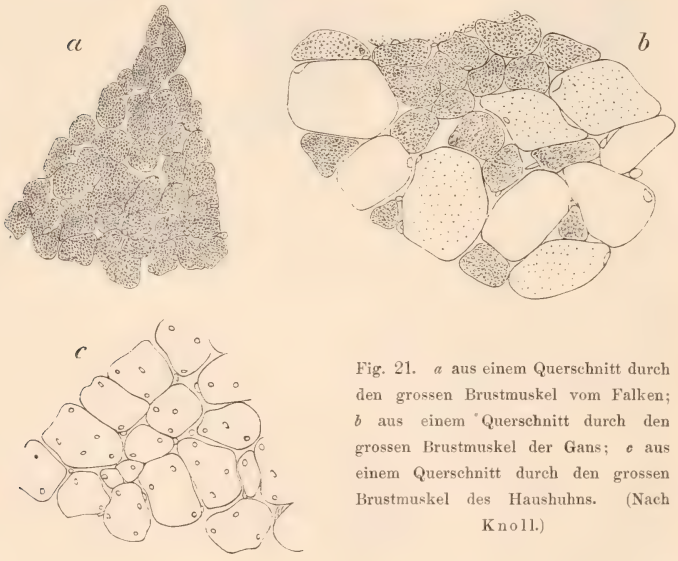


Fig. 21. *a* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel vom Falken; *b* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel der Gans; *c* aus einem Querschnitt durch den grossen Brustmuskel des Haushuhns. (Nach Knoll.)

Bei demselben Fisch finden sich ferner auch Muskelfasern (Seitenrumpfmuskeln), welche wie manche Herzmuskelzellen (Mensch, Pferd) eine periphere Schicht von platten, bandförmigen Fibrillenbündeln aufweisen, während das Innere von polygonalen erfüllt ist; auch hier liegen die Kerne in der die ganze Faser umhüllenden Sarkoplasma-

schichte. Einen analogen Bau zeigen auch die entsprechenden Muskeln vieler anderer Fische.

Bei höheren Wirbelthieren zeigt der Querschnitt der Stammesmuskeln in der Regel polygonale Felder, welche nur durch geringe Mengen von Sarkoplasma getrennt sind (Cohnheimsche Felder, Fig. 18 *a*). Doch giebt es auch hier noch Unterschiede, entsprechend den trüben und hellen Muskeln, der reichlicheren oder spärlichen Entwickelung des Sarkoplasmas. Bei den Amphibien herrschen im Allgemeinen die hellen Fasern vor; eine Ausnahme bildet jedoch die Kehlmuskulatur der Batrachier; einen erheblichen Reichthum an Sarkoplasma fand Knoll auch in den Fasern der Kiefermuskeln der Reptilien, sowie in den Extremitätenmuskeln von Lacerta und Cistudo. Umgekehrt überwiegen bei den Vögeln bei weitem trübe, protoplasmareiche Fasern, die insbesondere die beim Fluge betheiligten Muskeln (Brustmuskeln) zusammensetzen. Bei dem Haushuhn enthalten jedoch gerade die Brust- und Rückenmuskeln ausschliesslich helle Fasern, die bei der Gans und Taube an gleicher Stelle nur spärlich vorkommen und beim Falken, dem Sperling, der Dohle gänzlich fehlen (Fig. 21). Von den Vögeln aufwärts herrschen im Allgemeinen die trüben Fasern vor. Besonders ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Sarkoplasma fand Rollett die Elemente der Stammesmuskulatur der Fledermäuse. Hier bildet das Sarkoplasma auf dem Querschnitt zahlreiche grobe, unregelmässig gestaltete, nach der einen oder anderen Richtung ausgezogene Knoten, welche durch dünne, zarte Plasmabalken mit einander verbunden sind; in den Zwischenräumen liegen die Muskelsäulchen (Fig. 22 *a*). Von der Fläche gesehen, erscheinen die Fasern dementsprechend grob, längsgestreift, bedingt durch den Wechsel der Sarkoplasmaschichten und der Muskelsäulchen (Fig. 22 *b*). Bei den meisten anderen Säugethieren finden sich trübe, relativ plasmareiche Fasern vielfach mit hellen untermischt als Bestandtheile der Stammesmuskulatur. Durch ihren Reichthum an „trüben" Fasern ausgezeichnet fand Knoll besonders die Augen-, Kau- und Athmungsmuskeln (besonders das Zwerchfell). Fast in allen Fällen erscheinen bei Wirbelthieren die trüben Fasern schmaler als die hellen. Dies macht sich besonders auf Querschnitten von Muskeln bemerkbar, welche beide Faserarten gemischt enthalten (Brustmuskel der Taube, die meisten Amphibien- und Säugethiermuskeln) (Fig. 21). Ausserdem zeichnen sich in sehr vielen Fällen die „trüben" Muskelfasern zugleich auch durch eine intensiv rothe Färbung aus, während die „hellen" mehr weiss erscheinen. So ist bei vielen Fischen die „trübe" Muskulatur an

Fig. 22. Quer- und Längsschnitt durch eine Muskelfaser der Fledermaus. Sarkoplasma hell, Fibrillenbündel (Muskelsäulchen) dunkel. (Nach Rollett.)

den Seitenlinien, sowie auch die Flossenmuskulatur (und das Herz) zugleich intensiv roth gefärbt, ebenso sind bei Rana escul. und temp. die Muskeln der Kehlhaut (und das Herz) trüb und roth.

Die quergestreifte Muskulatur der Säugethiere ist bekanntlich zumeist roth und enthält, abgesehen von den durchweg trüben Herzmuskelzellen und den Muskeln der Fledermäuse, gewöhnlich trübe und helle Fasern unter einander vermengt.

Sehr auffallend ist der Farbenunterschied verschiedener Muskeln besonders bei domesticirten Thieren. So ist die weisse Farbe der ausschliesslich aus hellen Fasern bestehenden Brust- und Rückenmuskeln des Huhnes allbekannt (Fig. 21 *c*), während die Extremitätenmuskeln roth und trübe erscheinen; auch beim zahmen Kaninchen und Meerschweinchen finden sich neben rein rothen (Herz, Zwerchfell u. a.) auch weisse, blasse Muskeln; erstere enthalten wieder vorwiegend trübe, letztere vorwaltend helle Fasern, doch steht die Intensität der Färbung und der Trübung nicht durchweg im Verhältniss zu einander. So sind bei der Taube die rothen Flugmuskeln vorwiegend aus trüben, die ebenfalls rothen Beinmuskeln dagegen aus hellen Fasern zusammengesetzt, und auch beim Kaninchen unterscheidet sich in Bezug auf den Plasmareichthum der intensiv rothe Soleus nur wenig von dem weissen Adductor magnus. Auch bei Triton und Salamandra ist die Muskulatur der Extremitäten röthlich; jedoch nur in einzelnen Fasern ausgeprägt trüb; die übrigen Muskeln sind dagegen wieder weiss und hell. Auch in Bezug auf Zahl und Vertheilung der Kerne würden sich nach Ranvier Unterschiede zwischen rothen und blassen Muskelfasern ergeben, doch scheint es sich hier nach Knoll nicht um eine durchgreifende Regel zu handeln. Er fand in allen untersuchten Säugethiermuskeln „ganz vorwaltend" randständige, in einzelnen Fasern aber stets auch innenständige Kerne, und zwar nicht nur in rothen Muskeln, wie Ranvier angiebt, sondern auch in ausgeprägt weissen Fasern (wie z. B. dem Adductor magnus des Kaninchens). Im Allgemeinen entspricht die centrale Lage der Kerne einem niedrigeren Entwickelungsgrad der Muskelfasern und man findet sie demgemäss auch als Regel nur bei Fischen und Amphibien, bei welch letzteren sich zahlreiche Kerne oft zu Längsreihen verbunden finden, während bei den Muskelfasern der Vögel und Säuger die Kerne meist nur peripher dicht unter dem Sarkolemma liegen; doch kommen, wie erwähnt, auch hier Ausnahmen vor.

Innerhalb des Sarkoplasmas, welches, wie aus seiner Entwickelung sich ergiebt, als Rest des ursprünglichen Bildungsplasmas zu denken ist, liegen die von Kölliker als „interstitielle Körner" bezeichneten Gebilde, durch deren starkes Lichtbrechungsvermögen, hauptsächlich, wenn sie in grösserer Menge zwischen den Fibrillenbündeln angehäuft sind, die „trübe" undurchsichtige Beschaffenheit gewisser Muskelfasern bedingt wird.

Die grösste Mannigfaltigkeit in Bezug auf die Massenentwickelung und das gegenseitige Verhältniss zwischen Sarkoplasma und Fibrillen bieten die anatomisch und functionell höchststehenden quergestreiften Muskelfasern der Arthropoden dar. Mit Rücksicht auf gewisse sehr grosse Unterschiede des Baues, denen zweifellos nicht minder bedeutende funktionelle Verschiedenheiten entsprechen dürften, kann man hier zwei Haupttypen quergestreifter Fasern unterscheiden, die allerdings nur bei gewissen Arthropoden, dann aber stets räumlich

gesondert, vorkommen. Es sind dies die von Kölliker als „typische“ und „atypische“ bezeichneten Fasern, von denen die ersteren wesentlich denselben Bau wie diejenigen der Wirbelthiere zeigen, während die letzteren, welche einzig und allein die Thoraxmuskeln der fliegenden Insecten bilden, eine sehr abweichende Structur zeigen. Was zuächst die ersteren anlangt, so kann man wie bei den Wirbelthieren, Fasern mit prismatischen, im Querschnitt polygonalen Muskelsäulchen und andererseits solche mit bandförmigen, platten Fibrillenbündeln unterscheiden. Ein typisches Beispiel für den ersteren Fall bieten die Muskeln der Crustaceen (Astacus), welche im Querschnitt ein ganz ähnliches Bild einer Mosaik polygonaler Cohnheimscher Felder darbieten, wie die meisten Wirbelthiermuskelfasern (Fig. 18 *b*). Immerhin ist jedoch das Sarkoplasma reichlicher vorhanden; es werden durch dasselbe nicht nur jedes einzelne, sondern auch grössere Gruppen von Muskelsäulchen

Fig. 23. Theil eines Querschnittes durch eine Muskelfaser von Maja squinado; *S* Sarkoplasma, *M* Muskelsäulchen. (Nach Schieferdecker.)

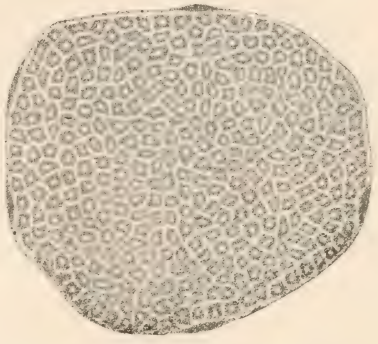


Fig. 24. Querschnitt durch eine Muskelfaser von Hydrophilus; Sarkoplasma hell, Muskelsäulchen dunkel. (Nach Rollett.)

eingescheidet, indem (ähnlich wie auch bei Muskelfasern von Amphibien) dickere, meist kernführende Lamellen das Muskelinnere durchziehen; ausserdem bildet das Sarkoplasma (wie bei gewissen Muskelfasern der Fische) auch direct unter dem Sarkolemma eine zusammenhängende, mehr oder weniger dicke Schicht. Sehr schön lässt sich dieser Bau der Fasern an den Muskeln von Maja Squinado erkennen (Fig. 23). Bei Käfern kommen polygonal-prismatische Muskelsäulchen sehr häufig vor; dabei kann die Vertheilung des Sarkoplasmas entweder eine gleichmässige sein, oder man sieht auf dem Querschnitt stellenweise stärkere knotige Anhäufungen derselben. Bisweilen findet sich auch ein Strang von Sarkoplasma innerhalb jedes einzelnen, in diesem Falle hohlen prismatischen Muskelsäulchens, so z. B. bei Hydrophilus (Fig. 24). Die Kerne liegen bei Käfermuskeln mit polygonalen Cohnheimschen Feldern entweder peripher dicht unter dem Sarkoplasma oder (seltener) im Innern eines oder mehrerer, das Innere der Faser der Länge nach durchziehender Sarkoplasmastränge.

Bisweilen findet sich das Sarkoplasma nur in der Mitte der Faser innerhalb eines rundlichen oder spaltförmigen Raumes in grösserer Menge angehäuft, während die in diesem Falle sehr breiten, bandförmigen Muskelsäulchen radiär, wie die Blätter eines Buches die centrale kernführende Plasmamasse umstellen und nur durch ganz dünne Lamellen von Sarkoplasma von einander getrennt werden, ein Verhalten, wie es auch in ähnlicher Weise von einkernigen Muskelzellen vieler Evertebraten bekannt ist. Directe Uebergänge zu diesem für die Dyticidenmuskeln charakteristischen Bau liefern nach Rollett zahlreiche kleinere Carabiden, z. B. Brachinus und Wespen, deren Muskelfasern im Querschnitt mehr oder weniger langgestreckte und mit ihren langen Durchmessern radiär gestellte Cohnheimsche Felder aufweisen. Retzius (19) gebührt das Verdienst, das erwähnte äusserst zierliche Querschnittbild der Muskelfasern von Dyticus marg. auf Grund von Goldpräparaten, auf die wir noch zu sprechen kommen, zuerst beschrieben zu haben (Fig. 25). Seine Deutung der Bilder, der sich später Bremer, v. Gehuchten und Ramon y Cajal anschlossen, muss jedoch hauptsächlich auf Grund der classischen Untersuchungen Rollett's entschieden als eine irrthümliche bezeichnet werden. Retzius fasste die centralen Muskelkerne mit dem sie umhüllenden Sarkoplasma als wirkliche Zellen (analog Schultze's „Muskelkörperchen") mit feinsten Fortsätzen auf und glaubte, dass solche in der Muskelfaser horizontal ausgespannte Fadennetze in regelmässigen Abständen über einander angeordnet wären, in deren Maschen die Fibrillen zu liegen kommen. Dieser Auffassung zufolge würden daher die Grenzen der Cohnheimschen Felder, wie dieselben auch immer im Einzelnen gestaltet sein mögen, nicht als optischer Ausdruck des an den Grenzen der Muskelsäulchen stärker angehäuften Sarkoplasmas anzusehen sein, welches als ein Netz von Scheidewänden die ganze Länge der Muskelfasern durchsetzt, sondern als das Flächenbild der über einander gelagerten Fadennetze, welche von den Zellfortsätzen der Muskelkörperchen gebildet werden und in der Längsrichtung nur durch feine Fäserchen mit einander verbunden sein sollten. Abgesehen davon, dass das Aussehen optischer Querschnitte einer Muskelfaser dann in verschiedenen Tiefen ein wechselndes sein müsste, je nachdem auf ein Querfadennetz oder zwischen je zwei solche eingestellt wird, indem im ersten Falle Cohnheimsche Felder, im anderen nur ein System von Punkten, den Querschnitten der verbindenden Längsfasern entsprechend, hervortreten müsste, was keineswegs der Fall ist, spricht, wie mir scheint, vor Allem auch eine vergleichende Betrachtung der Entwickelung und des Baues der entwickelten Muskelfasern und -Zellen verschiedener

Fig. 25. *a* Querschnitte durch zwei Muskelfasern (Extremitäten) von Dyticus marginalis; *b* Theil des Querschnittbildes im Moment der Einwirkung verdünnter Säure. Zwischen den primären Sarkoplasmaleisten sieht man kleine secundäre Leistchen, welche die Querschnitte einzelner Fibrillen abgrenzen. (Nach v. Limbeck.)

Thiere ganz entschieden gegen die erwähnte Auffassung. Im Uebrigen darf auf die ausführliche Kritik von Rollett verwiesen werden (20).

Sehr eigenthümliche Verhältnisse findet man bei den Mukeln der Fliegen (Fig. 26). Wie der Querschnitt zeigt, sind auch hier die Fibrillenbündel platt bandförmig, durchschnittlich nur aus einer Lage von Fibrillen bestehend; dabei liegen aber dieselben derartig in Reihen zusammengeordnet, dass gewissermaassen zwei, mitunter auch drei Röhren entstehen, die in einander stecken und durch Schichten von Sarkoplasma aussen umgeben, von einander getrennt und innen erfüllt werden. In dem innersten axialen Plasmacylinder liegen die Kerne; dementsprechend gestaltet sich auch das Bild des Längenschnitts einer solchen Faser. Diese wenigen Beispiele dürften genügen, um von der Mannigfaltigkeit der Querschnittsbilder dieser „typischen" Athropodenmuskeln eine annähernde Vorstellung zu geben. Ehe wir zur Besprechung des Baues der „atypischen" Flugmuskeln (Thoraxfibrillen) der Insecten übergehen, soll noch kurz die Frage der Zusammensetzung der „Muskelsäulchen" aus „Fibrillen" erörtert werden.

Fig. 26. Querschnitte durch quergestreifte Muskelfasern von Musca domestica. *A* schwach, *B* stark vergrössert, *Ms* bandförmige Muskelsäulchen (Fibrillenbündel), *Sp* Sarkoplasma. (Nach Schiefferdecker.)

Der directe Nachweis ist hier, wie bei den Wirbelthiermuskeln, vielfach schwerer zu führen, als bei manchen Muskeln der Evertebraten. Selbst unter den günstigsten Bedingungen, wie z. B. nach Behandlung mit Goldchlorid, wodurch das Sarkoplasma intensiv roth oder schwärzlich gefärbt wird, während die Substanz der Fibrillen ungefärbt bleibt, so dass die Cohnheimschen Felder sich auf das Schärfste von einander abgrenzen, lässt sich innerhalb derselben auch bei den stärksten Vergrösserungen in der Regel keine weitere Differenzirung wahrnehmen; sie erscheinen vielmehr vollkommen homogen. Nichtsdestoweniger gelingt es bei Anwendung geeigneter Mittel (Alkohol, Säuren), welche den Zerfall der Muskelfasern in Fibrillen begünstigen oder eine Quellung derselben bewirken, diese letzteren auch auf dem Querschnitt zu sehen. Es erscheinen dann die Cohnheimschen Felder selbst wieder in dicht neben einander liegende rundliche Feldchen getheilt (Fig. 25 *b* und 26 *B*). Auch auf dem Längsschnitt lässt sich unter diesen Umständen die fibrilläre Structur der Muskelsäulchen wenigstens stellenweise deutlich erkennen. Immerhin wird man aber zugeben müssen, dass im Vergleich zu der Sicherheit, mit welcher der Nachweis der Muskelsäulchen gelingt, die Natur derselben als Fibrillenbündel ausserordentlich viel schwerer zu erweisen ist.

Wenn der Reichthum an Sarkoplasma schon bei den „typischen" Arthropodenmuskeln gegenüber den meisten Skelettmuskeln der Wirbelthiere deutlich hervortritt, ist dies doch in einem noch unverhältnissmässig höheren Grade der Fall bei den „atypischen" Thoraxmuskeln der Insecten, die man jenen gegenüber als „trübe" Muskeln bezeichnen müsste, was um so gerechtfertigter erscheint, als

sich dieselben gerade wie die plasmareichen Muskelzellen und -fasern der Wirbelthiere und vieler Evertebraten, in der Regel auch durch eine dunklere (röthliche oder bräunlich-gelbe) Färbung vor den hellen weisslichen Extremitätenmuskeln auszeichnen. Vor Allem aber sind die von Siebold entdeckten und von Kölliker zuerst näher beschriebenen Flugmuskeln der Insecten (Thoraxfibrillen) dadurch ausgezeichnet, dass sie ausserordentlich leicht in sehr breite (1—4 μ) Fibrillen zerfallen, welche in Lücken des aussergewöhnlich reich entwickelten Sarkoplasmas stecken. Dieses letztere ist in der Regel reichlich durchsetzt von „interstitiellen Körnern", die oft eine ungewöhnliche Grösse erreichen und in regelmässigen Längsreihen zwischen den Fibrillen angeordnet sind.

Vielfach fällt ferner bei der Untersuchung frischer Präparate der Reichthum an Tracheen auf, welche die Fibrillenbündel nicht nur von Aussen umspinnen, sondern, wie man sich besonders an Querschnitten zu überzeugen Gelegenheit hat, auch ins Innere der einzelnen Fasern eindringen und sich im Sarkoplasma aufs Reichste verzweigen. Innerhalb der Maschen des Tracheennetzwerkes erkennt man am Querschnitt leicht eine Mosaik von Kreisen, welche den einzelnen Fibrillen entsprechen, deren Durchmesser im Vergleich zu den so überaus feinen Elementarfibrillen der Extremitätenmuskeln ausserordentlich gross ist.

In der Regel fehlt den als Muskelfasern anzusprechenden grösseren Fibrillenbündeln der Flugmuskulatur der Insecten ein Sarkolemma, und sie werden nur durch die umgebende lockere Bindesubstanz begrenzt und im Innern gestützt durch das System verzweigter Tracheen. Die Tracheenäste bilden so gleichsam das Skelett eines Fibrillenbündels, während das Sarkoplasma die Lücken ausfüllt, welche noch zwischen den Fibrillen und den Tracheenästen frei bleiben.

Ueberblickt man die Reihe der mitgetheilten Thatsachen betreffs der Massenentwickelung des Sarkoplasmas im Verhältniss zur eigentlichen contractilen Substanz der Fibrillen, bei einkernigen sowohl wie vielkernigen Muskelzellen, so scheint sich im Allgemeinen zu ergeben, dass durch die sarkoplasmareichsten Elemente sich stets jene Muskeln auszeichnen, welche am anhaltendsten oder am stärksten in Anspruch genommen sind. (Herz- und Kaumuskeln der Evertebraten und Wirbelthiere, Flossenmuskeln von Hippocampus und anderen Fischen, ein Theil der Seitenrumpfmuskeln der Fische besonders in der für die Ortsbewegung wesentlicheren Schwanzgegend.)

Auf einen hierher gehörigen bemerkenswerthen Fall von Verschiedenheit der Schwanzmuskulatur bei Torpedo und Raja hat Knoll (13. pag. 47) aufmerksam gemacht; während bei ersterer beiderseits je ein starker Streif rother, trüber Muskulatur sich findet, fehlt dieselbe bei Raja vollkommen; dem entsprechen Verschiedenheiten der Schwimmbewegungen beider Thiere, indem bei Torpedo der geschmeidige Schwanz hierbei heftige, seitlich schnellende Bewegungen ausführt, während dies bei der Raja nicht der Fall ist. Beispielsweise sind hier noch zu erwähnen die Flugmuskeln der Insecten und Vögel; die besten Flieger haben im grossen Brustmuskel ausschliesslich oder fast ausschliesslich plasmareiche, die schlechtfliegenden Hühnervögel ganz vorwaltend plasmaarme Fasern; in

den der Ortsbewegung dienenden Muskeln der Amphibien, Reptilien und Säuger finden sich plasmaarme und plasmareiche Fasern vermengt; letztere sind bei den wild lebenden Arten der Säugethiere hier zahlreicher, als bei den domesticirten, wo sie bei den Nagern (Kaninchen) in gewissen Abschnitten der Extremitätenmuskulatur gar nicht oder nur äusserst spärlich zu finden sind; bei den Fledermäusen andererseits sind die Fasern der gesammten Muskeln durchaus plasmareich.

So gewinnt es den Anschein, dass eine ganz directe Beziehung besteht zwischen der Ausdauer und Kraft der contractilen Fibrillen und der Menge des sie umgebenden Sarkoplasmas (Knoll).

Vermittelt dieses, wie schon Sachs vermuthete, wesentlich die Ernährung und den Stoffwechsel der Muskelfibrillen (d. i. der contractilen Substanz), so würde eine solche Beziehung leicht verständlich sein. In der That kann nicht bezweifelt werden, dass im Sarkoplasma lebhafte chemische Umsetzungen stattfinden, was sich unter Anderem aus dem so häufigen Auftreten von Fetttröpfchen in demselben ergibt, die zu den obenerwähnten interstitiellen Körnchen in naher genetischer Beziehung zu stehen scheinen (Knoll); ferner wurde auch gezeigt, dass gewisse Stoffe, welche in die Muskelfasern eindringen, sich im Sarkoplasma weiter verbreiten; so fand Leo Gerlach (21) an Muskelfasern von Fröschen, welche mehrere Tage mit Indigocarmin behandelt worden waren, eine blaue Sprenkelung, besonders nach dem Sehnenende der Fasern zu, welche durch die Aufnahme von Indigo bedingt wird und oft deutlich eine reihenweise Anordnung zeigte. Die Reihen blauer Körnchen liegen, wie in anderen Fällen die Fetttröpfchen, zwischen den Fibrillen im Sarkoplasma; es musste sonach das Indigocarmin von diesem in gelöster Form aufgenommen worden sein. Wenn somit dem interfibrillären Plasma wahrscheinlich die Rolle zufällt, die Ernährung der contractilen Substanz zu vermitteln, so erscheint der grössere Reichthum der am stärksten und ausdauernd arbeitenden Muskeln an Sarkoplasma wohl verständlich. In einem nahen Zusammenhang hiermit scheint dann auch die so häufige Pigmentirung der „trüben" plasmareichen Muskelfasern zu stehen, für welche im Vorstehenden genügend Beispiele genannt wurden. Es sei hier nur erinnert an die im Gegensatz zur Leibesmuskulatur tief purpurroth gefärbten Buccalmuskeln mancher Schnecken (Chiton, Haliotis, Limnäus, Trochus, Paludina, Littorina, Patella), die Herzmuskeln vieler Wirbellosen und aller Wirbelthiere, sowie die haemoglobinhaltigen trüben rothen Muskeln.

Zu einer ganz anderen Eigenschaft der Muskelelemente, nämlich der Schnelligkeit der Contraction, scheint dagegen die im Folgenden noch näher zu erörternde feinere Structur der einzelnen Elementarfibrillen in Beziehung zu stehen. Es wurde schon früher hervorgehoben, dass eine deutlich ausgeprägte Querstreifung der Fibrillen bei den einkernigen Muskelzellen der Evertebraten nur ausnahmsweise vorkommt, und stets handelt es sich dann (wie z. B. bei den Medusen, bei dem Schliessmuskel von Pecten u. s. w.) um relativ rasch sich zusammenziehende Muskeln. So bemerken auch O. und R. Hertwig (22), dass das Einzelthier des Hydroïdstöckchens glatte Muskelfibrillen hat, so lange es als träger Hydroïdpolyp am Stocke sitzen bleibt; „es erhält dagegen querge-

streifte Fibrillen, wenn es sich als behende Meduse zu einem frei beweglichen Dasein ablöst." Es sind ferner die Muskeln des Tentakelapparates der Ctenophoren für gewöhnlich glatt, und nur die Seitenfäden von Euplocamis, die sich besonders kräftig und rasch zusammenziehen können, enthalten quergestreifte Muskeln. Bei den Wirbelthieren besteht dagegen die Hauptmasse der Muskulatur aus quergestreiften Fasern, und nur die träge reagirenden Muskeln des Darmtractus, des Urogenitalapparates, der Gefässe sind „glatt", d. i. die Fibrillen lassen keine weitere Differenzirung erkennen. Bei den im Allgemeinen durch die Schnelligkeit ihrer Bewegungen ausgezeichneten Arthropoden endlich sind sämmtliche Muskeln quergestreift, und gerade bei ihnen findet man auch die am raschesten zuckenden Fasern (Thoraxfibrillen der Insecten).

Wie leicht zu zeigen ist, beruht die Querstreifung einer Muskelzelle oder Faser auf der Querstreifung der einzelnen Fibrillen. Jede derselben erscheint der Länge nach in der regelmässigsten Weise gegliedert oder richtiger aus einzelnen Schichten aufgebaut, welche nicht nur in Bezug auf ihre optischen Eigenschaften, sondern auch in ihrem Färbungsvermögen, sowie überhaupt in ihrem chemischen und physikalischen Verhalten wesentliche Unterschiede zeigen. Am leichtesten lässt sich dieser Bau an den dicken Thoraxfibrillen der Insecten erkennen, sowie an den als „Muskelsäulchen" bezeichneten Fibrillenbündeln, welche in Folge der regelmässigen Nebeneinanderlagerung der einzelnen, oft äusserst feinen Fibrillen genau dieselbe quere Bänderung zeigen müssen, wie wir sie in diesem Falle jeder Elementarfibrille zuschreiben. Optisch charakterisirt sich die Querstreifung im Allgemeinen als eine regelmässige Aufeinanderfolge von hellen und dunklen Schichten, die wie die Münzen in einer Geldrolle übereinanderliegen. Im Einzelnen kann diese Schichtenfolge eine sehr complicirte werden, indem vielfach eine ganze Folge heller und dunkler Lagen gewissermaassen zu einer Einheit höherer Ordnung zusammengefasst erscheint; immer jedoch ist der regelmässige periodische Wechsel der einzelnen Glieder charakteristisch. Da, wie später gezeigt werden soll, die einzelnen Schichten sich im Zustande der Ruhe und der Contraction ganz wesentlich verschieden verhalten, so soll hier zunächst nur die Schichtung im Ruhezustande besprochen werden.

An einer erschlafften quergestreiften Muskelfaser oder einem Fibrillenbündel fallen sowohl bei Evertebraten, wie bei Wirbelthieren bei einer gewissen Einstellung breite dunkle Querstreifen auf, welche durch schmälere helle von einander getrennt werden, die, wie sich an geeigneten Präparaten unmittelbar erkennen lässt, durch das regelmässige Aufeinandertreffen gleichartiger Glieder der die Muskelfaser bezw. die Muskelsäulchen zusammensetzenden Fibrillen zwischen zwei Querschnittebenen der Faser entstehen. Jedes dunkle Querband erscheint in den einfachsten Fällen durch eine helle, verwaschene, jedes helle durch eine dunkle Querlinie in zwei Hälften getheilt (Fig. 27, I, *h* u. *Z*), in vielen Fällen, besonders deutlich, bei Arthropodenmuskeln ist die Gliederung jedoch eine viel complicirtere (Fig. 27, II u. III). Es empfiehlt sich, mit Rollett eine Buchstabenbezeichnung für die einzelnen Glieder der Fibrillen bezw. für die durch sie erzeugten Querbänder oder Querscheiben der ganzen Faser zu wählen. Die grossen, bei tiefer Einstellung dunklen Abschnitte (*Q*) zerfallen durch das unter gleichen Umständen helle, in

seiner Breite sehr wechselnde und meist nicht sehr scharfbegrenzte Band (*h*) in je drei Abtheilungen, die beiden „Querschichten“ und die schwächer lichtbrechende „Hensensche“ Mittelscheibe (*h*), die übrigens bisweilen überhaupt nicht wahrnehmbar ist. Als „Mittelschicht“ (*M*) bezeichnet Schiefferdecker eine sehr schmale von Heusen zuerst genauer gesehene dunkle Linie, welche bisweilen die vorhin erwähnte „Mittelscheibe“ (*h*) durchsetzt, aber auch nicht immer sichtbar ist. Die Glieder (*Q*) sind bei den Arthropodenmuskeln in der Regel länger als bei den Wirbelthieren, so dass bei gleichzeitig sichtbarer fibrillärer Längsstreifung die Muskelfassern das Bild gewähren, als bestünden sie aus langen dunklen Stäbchen und Körnerreihen (Fig. 31). Mit (*Z*) „Zwischenschicht“ (Zwischenscheibe Engelmann) ist der dunkle Streifen bezeichnet, welcher die bei tiefer Einstellung hellen Segmente halbirt und schon von Amici gesehen

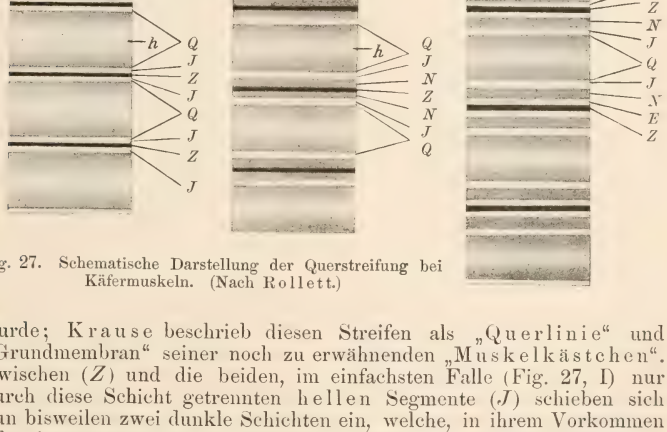


Fig. 27. Schematische Darstellung der Querstreifung bei Käfermuskeln. (Nach Rollett.)

wurde; Krause beschrieb diesen Streifen als „Querlinie“ und „Grundmembran“ seiner noch zu erwähnenden „Muskelkästchen“. Zwischen (*Z*) und die beiden, im einfachsten Falle (Fig. 27, I) nur durch diese Schicht getrennten hellen Segmente (*J*) schieben sich nun bisweilen zwei dunkle Schichten ein, welche, in ihrem Vorkommen sehr inconstant, von Rollett mit dem Buchstaben (*N*) bezeichnet werden und Engelmann's „Nebenscheiben“ entsprechen (Schema II, Fig. 27).

Endlich kann (Schema III) die dunkle Schicht (*N*) inmitten der hellen Segmente (*J*) auftreten, so dass die Zwischenscheibe (*Z*) beiderseits zunächst von einer hellen Linie (*E*) begrenzt wird, worauf (*N*) und dann wieder eine helle Linie (*J*) folgt, so dass die ganze Schichtenfolge (Periode) eines zwischen zwei (*Z*) eingeschlossenen Fasersegmentes aus folgenden Lagen besteht: *Z, E, N, J, Q, J, N, E, Z;* der nächst einfachere Fall wäre: *Z, N, J, Q, J, N, Z;* der einfachste endlich: *Z, J, Q, J, Z.* Es muss vor Allem bemerkt werden, dass die eine oder andere der eben erwähnten verschiedenen Schichtenfolgen keineswegs als eine charakteristische Eigenthümlichkeit aller Muskelfasern einer bestimmten Thierart betrachtet werden darf; vielmehr

können die in den beistehenden schematischen Figuren dargestellten drei Zustände der Querstreifung an einer und derselben Faser vorkommen und in einander übergehen, wie dies insbesondere an Insectenmuskeln von Engelmann constatirt wurde. Es handelt sich dabei in erster Linie um verschiedene Contractionszustände der Fasern, und zwar entspricht die complicirteste Art der Querstreifung stets dem Zustand der grössten Erschlaffung der Faser. Damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass es specifische Verschiedenheiten der Querstreifung überhaupt nicht gäbe; vielmehr weisen alle Beobachtungen darauf hin, dass man, wenn es möglich wäre, Muskelfasern verschiedener Thiere oder verschiedene Muskelfasern desselben Thieres in vollkommen erschlafftem Zustande oder bei dem gleichen Grade der Dehnung zu untersuchen, sehr verschiedene Bilder erhalten würde.

Von allergrösstem Interesse sowohl in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht ist das Verhalten der quergestreiften Muskelfasern, bezw. der einzelnen Fibrillenschichten und des Sarkoplasmas gegen verschiedene Reagentien, und es zeigen sich hier nicht minder grosse Unterschiede, wie in Bezug auf die optischen Eigenschaften derselben. Dies prägt sich schon sehr deutlich in der verschiedenen Färbbarkeit der einzelnen Glieder aus. Behandelt man Querschnitte oder ganze Muskelfasern in geeigneter Weise mit Hämatoxylin, so überzeugt man sich ersteren Falls leicht, dass nur die contractile fibrilläre Substanz der Muskelsäulchen, nicht aber das zwischenliegende Sarkoplasma gefärbt wird. Vergleicht man damit gelungene Hämatoxylintinctionen von Muskelfasern in der Längsansicht, so erkennt man leicht, dass nur die Glieder *Q*, *N* und *Z* den Farbstoff aufnehmen, während die Zwischenräume zwischen denselben (d. i. das Sarkoplasma) und die Streifen *h*, *J* und *E* nicht oder nur sehr wenig gefärbt erscheinen.

Es wurde schon früher erwähnt, dass durch Behandlung mit Goldchlorid unter Umständen ein entgegengesetztes Resultat erzielt wird, indem nur das Sarkoplasma sich färbt, während die darin eingebetteten contractilen Fibrillen gänzlich ungefärbt bleiben. So kommt es, dass auf dem Querschnitt, wie Thin, ich selbst, Gerlach, Retzius u. A. gezeigt haben, die Cohnheimschen Felder farblos innerhalb des bekanntlich sehr verschieden gestalteten rothen Netzwerkes von Sarkoplasma erscheinen. Auf dem Längsschnitt ist das Bild, welches vergoldete Muskelfasern gewähren, ein kaum minder wechselndes. Gerlach, welcher blos Wirbelthiermuskeln untersuchte, beschreibt dasselbe als „Sprenkelung"; jede Faser erscheint in ihrer ganzen Dicke durchsetzt von einer Unzahl dunkler, rother bis schwarzer Punkte und Striche, die, wie Gerlach richtig hervorhebt, stellenweise ganz den Eindruck continuirlicher, oft varicöser Fasern machen, so dass eine Verwechselung mit feinsten Nervenfibrillen nur zu nahe liegt (Fig. 28). Viel regelmässiger gestaltet sich das Goldbild im Allgemeinen bei Arthropodenmuskeln, wo man auch hinsichtlich der Auffassung desselben leichter unzweideutigen Aufschluss gewinnt.

Vor Erörterung der betreffenden Thatsachen scheint es jedoch erforderlich, die einfache Säurewirkung an sich in Kürze zu besprechen, da dieselbe mit der Goldbehandlung stets combinirt ist.

Die erste Wirkung einer Behandlung mit ganz schwachen Säuren (Essigsäure, Ameisensäure, Salzsäure u. s. w.) lässt sich am besten an Muskelfasern studiren, welche vorher einige Zeit (24 Stunden) in

starkem (93%) Alkohol verweilten; man sieht dann stets die ersten und auffallendsten Veränderungen innerhalb der Schichtenfolge (*Q h Q*) hervortreten; dieselbe quillt und erscheint in Folge dessen am Rande der Faser (bezw. des Muskelsäulchens) hervorgewölbt; dies kann bei Anwendung einer etwas stärkeren Säure so weit gehen, dass die Schichten *N Z* wesentliche Veränderungen erleiden und zwischen den stark verbreiterten und vollkommen homogen gewordenen *Q* in sehr eigenthümlicher Weise gewissermaassen eingezwängt liegen (Fig. 29).

Es kann anderseits in Folge der raschen Quellung der Schichtenfolge (*Q h Q*) in einem weiter vorgeschrittenen Stadium der Säurewirkung auch bisweilen zu einem geradezu explosionsartig eintretenden Scheibenzerfall der Muskelfasern kommen, indem innerhalb (*Q*) eine Conti-

Fig. 28. Flächenbild einer vergoldeten Muskelfaser vom Frosch mit der Gerlach-schen „Sprenkelung". (Nach Biedermann.)

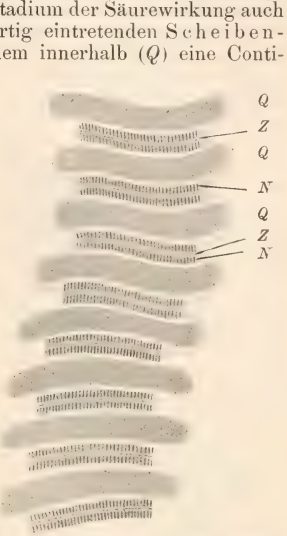


Fig. 29. In Scheiben zerfallende Muskelfaser von Aphodius rufipes (Alkohol) nach schwacher Säurewirkung; Quellung der Schichten *Q*. (Nach Rollett.)

nuitätstrennung erfolgt, wodurch eventuell die Schichten *J N E, Z, E N J* auseinanderweichen und in Form von Scheiben isolirt werden. Die Veränderungen, welche das Längsschnitt-Bild der Muskelfaser unter dem Einfluss stärkerer Säureeinwirkung erleidet, sind dem Gesagten zufolge theils auf die durch eine verschiedene Quellbarkeit der einzelnen Fibrillenglieder bedingten Formänderungen der Muskelsäulchen (bezw. Fibrillen) zurückzuführen, mit welchen Veränderungen des Lichtbrechungsvermögens Hand in Hand gehen; anderentheils nimmt aber auch das Sarkoplasma an denselben Theil, indem es seinerseits ebenfalls Veränderungen, sowohl in Bezug auf seine räumliche Vertheilung, wie auch hinsichtlich seines Lichtbrechungsvermögens, erleidet.

Da die einzelnen Schichten der Fibrillen bezw. Muskelsäulchen in verschiedenem Grade quellen, so dass jedes Element abwechselnd verdickt und wieder halsartig eingeschnürt erscheint (eine Form, die

übrigens Rollett oft auch noch an sich contrahirenden frischen Muskelfasern beobachtete), so ist leicht ersichtlich, dass das die Muskelsäulchen einscheidende Sarkoplasma aus den Zwischenräumen der bauchig anschwellenden Abschnitte theilweise verdrängt werden muss, während es sich in den Zwischenräumen der verengten Abschnitte ansammelt. Nimmt man noch hinzu, dass am gesäuerten, gequollenen Muskel die Substanz der Fibrillen (Muskelsäulchen) hell, das Sarkoplasma aber (wie bei hoher Einstellung auf eine normale Faser) dunkel erscheint, so erklärt sich das ganze Säurebild sehr einfach.

Den eben geschilderten einfachen Säurebildern entsprechen, wie insbesondere wieder Rollett gezeigt hat, in allen wesentlichen Punkten die Goldbilder, nur dass bei diesen letzteren die dunkleren Sarkoplasma-Knoten, sowie die verbindenden Linien in Folge der Metallimprägnation zugleich mehr oder weniger intensiv gefärbt erscheinen, während die Fibrillensubstanz ungefärbt bleibt, wodurch das Längsschnittbild der Faser natürlich noch wesentlich an Uebersichtlichkeit und Schärfe gewinnt.

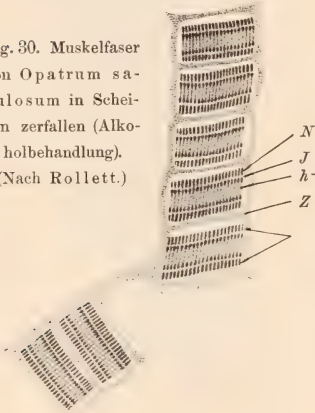


Fig. 30. Muskelfaser von Opatrum sabulosum in Scheiben zerfallen (Alkoholbehandlung). (Nach Rollett.)

Eine von der geschilderten wesentlich verschiedene Art des Scheibenzerfalls quergestreifter Muskelfasern wurde seinerzeit von Bowmann beschrieben und neuerdings von Rollett an Insectenmuskeln genauer untersucht. Es handelt sich dabei um eine eigenthümliche Wirkung starken Alkohols (93 %), in welchem die Muskeln längere Zeit (24 Stunden bis 14 Tage) verweilen müssen.

Die Bilder, welche man au diese Weise gewinnt, sind sehr charakteristisch (Fig. 30). Handelt es sich um Fasern, deren Querstreifung dem einfachsten Schema (*Z J Q h Q J Z*) entspricht, so findet man als Querscheiben die Schichten (*Q h Q*) entweder vollkommen isolirt oder noch innerhalb des Sarkoplasmas liegend, das mehr oder weniger aufgebläht, durch zarte, den Schichten *Z* entsprechende Scheidewände in einzelne, der Länge nach aneinander gereihte Kästchen oder Fächer getheilt wird, deren jedes eine Querscheibe enthält, die in anderen Fällen der Schichtenfolge (*N J Q h Q J N*) entspricht. Bemerkenswerth ist hierbei, dass die Schichten (*Q h Q*) keineswegs wie bei Säurebehandlung gequollen, sondern nur durch Veränderungen innerhalb der Schicht *Z* von einander getrennt sind. Wo sich die Querwände ansetzen, erscheint das Sarkoplasma eingezogen, während dazwischen die Wände des Kästchens ausgebaucht sind.

Bowmann erklärte diese Hervorwölbungen, die schon vor dem endgültigen Scheibenzerfall sichtbar werden, durch Abheben des Sarkoplasmas von der Mantelfläche seiner „Discs“, zwischen welchen dasselbe fester adhärire.

Rollett macht dagegen mit Recht darauf aufmerksam, dass sich

nicht allein das Sarkolemma, sondern mit diesem auch ein Theil des Sarkoplasmas ablöst, welches in mehr oder weniger dicker Schicht die Innenseite des ersteren überzieht, so dass man es vielmehr mit einer localen Vacuolisirung der Muskelsubstanz zu thun hat.

Mit Rollett, dessen Darstellung des Alkoholscheibenzerfalls ich nach eigenen Erfahrungen als eine durchaus zutreffende bezeichnen muss, könnte man sich vorstellen, dass der endosmotische Druck der Flüssigkeit in den anfänglich um den Muskel entstandenen, ringförmigen Canälen sehr stark zunehme, dabei aber die Schicht (*Z*) eine besondere Festigkeit und Resistenz besitze, während die daran stossende Schicht *E* (bezw. *J*) besonders weich und darum auch einer Maceration durch die Flüssigkeit besonders zugänglich ist. Das Resultat wird dann das Freiwerden der zwischenliegenden Schichten in Form einer Scheibe innerhalb eines Faches sein, dessen Wände oben und unten von einer Schicht *Z*, an den Seiten von der gewölbten Wand des zuerst entstandenen Canales gebildet werden. Eine besondere Resistenz der Schicht *Z* ergab sich übrigens schon aus den Untersuchungen von Engelmann.

Die Bilder, welche durch den eben geschilderten Scheibenzerfall der Muskelfasern entstehen, könnten, wie man leicht sieht, zu Gunsten der von W. Krause vertretenen Anschauung gedeutet werden, der zufolge jedes Muskelsäulchen sich aus über einander geschichteten „Muskelkästchen" aufbaut, durch deren Nebeneinanderlagerung die „Muskelfächer" der ganzen Faser entstehen; jedes Muskelkästchen, unten von *Z*, der „Grundmembran", begrenzt, enthält in seinem Innern ausser Flüssigkeit, (*J*) entsprechend, ein „Muskelprisma", welches wie die Bowmann-„Discs" durch die Schichtenfolge (*Q h Q*) repräsentirt wird; der fibrillären Structur der Muskelfaser trägt Krause nur insofern Rechnung, als er eine Zusammensetzung des Muskelprismas aus „Muskelstäbchen" (Bowmann's „Sarcous elements") annimmt, welche im Sinne der oben gegebenen Darstellung nur den Fibrillenabschnitten (*Q h Q*) entsprechen. Die Unhaltbarkeit dieser Theorie, nach welcher nicht die Fibrille, sondern die Muskelkästchen Elementarbestandtheil der Muskelfaser sein würden, ergiebt sich aus den bisher mitgetheilten Thatsachen ganz von selbst, und ist insbesondere auch der durch Säuren bewirkte Scheibenzerfall innerhalb der Schicht *Q* selbst sehr beweisend dagegen. Ebensowenig Berechtigung haben auch die Muskelelemente Merkels, welche von je zwei *Z*, die natürlich als theilbar angenommen werden mussten, begrenzt wären.

Auf zahlreiche andere im Laufe der Zeit geäusserte Ansichten über die viel umstrittene feinere und feinste Structur quergestreifter Muskeln, insbesondere auch auf Bütschli's „Wabentheorie", hier näher einzugehen, würde wohl kaum am Platze sein.

Von den optischen Eigenschaften der Muskelfibrillen und speciell der quergestreiften war schon mehrfach die Rede. Schon durch die Untersuchung im gewöhnlichen Lichte stellt sich heraus, dass die verschiedenen Schichten der quergestreiften Fibrillen sich durch ein sehr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen, und zwar kann man mit Bezug auf die Rollett'sche Buchstabenbezeichnung der einzelnen Glieder sagen, dass alle mit Consonanten bezeichneten Schichten stärker lichtbrechend und zugleich doppelbrechend (anisotrop) sind, wenngleich in sehr verschiedenem Grade.

Wie schon früher bemerkt wurde, erscheinen bei einer gewissen (tiefen) Einstellung die Streifen *Z* und *N* viel dunkler als *Q*, und es verdankt insbesondere *Z* seinem sehr starken Lichtbrechungsvermögen die leichte Wahrnehmbarkeit selbst an sonst wenig günstigen Präparaten. Die mit Vocalen *J* und *E* bezeichneten Schichten sowie (*h*) sind dagegen schwächer lichtbrechend und zugleich einfachbrechend (isotrop); sie erscheinen unter denselben Bedingungen, wie die mit Consonanten bezeichneten Streifen dunkel aussehen, hell und umgekehrt. Die doppelbrechende Eigenschaft der quergestreiften Muskelfasern wurde 1839 von Boeck entdeckt, aber erst von Brücke 1857 genauer untersucht.

Unter dem Polarisations-Mikroskop erscheinen bei gekreuzten Nicols die im gewöhnlichen Lichte (bei tiefer Einstellung) dunklen anisotropen Schichten *Z N* und *Q* hell glänzend, im dunklen Gesichtsfelde scharf sich abhebend, während die isotropen Schichten *J E* und *h* unter gleichen Umständen dunkel bleiben. Besonders schöne Bilder liefern Muskelfasern im polarisirten Lichte, wenn das Gesichtsfeld durch eine Glimmer- oder Gypsplatte von entsprechender Dicke gefärbt ist. Je nach der Lage der Faser erscheinen dann die anisotropen Schichten lebhaft complementär gefärbt. Licht, welches parallel der Längsaxe der Fibrillen einfällt, wird einfach gebrochen. Ein genau senkrecht zur Faseraxe geführter Querschnitt bleibt daher zwischen gekreuzten Nicols in allen seinen Theilen und in allen Azimuten dunkel und ändert ebensowenig auf Gypsgrund irgendwo die Farbe.

Die anisotropen Theile sind also einaxig. Dass sie positiv sind, stellte Brücke mittels verschiebbarer Quarzkeile fest; jede Muskelfaser wirkt wie die Verdickung eines Quarzkeiles, dessen Axe sie parallel liegt, ist also positiv wie Quarz.

Neuerdings hat Rollett spectral zerlegtes, polarisirtes Licht zur Untersuchung verwendet und konnte mittels des „Spectropolarisators" zunächst die schon von Engelmann gemachte Beobachtung bestätigen, dass *Z* und *N* schwächer doppelbrechend sind, als die schwächer lichtbrechenden Schichten *Q*. Doch lassen die ausserordentlich klaren und scharfen Bilder, welche dieses Verfahren liefert, keinen Zweifel übrig, dass die Nebenscheiben *N* ganz ebenso durch doppelbrechende Glieder der Fibrillen erzeugt werden, wie *Q* oder *Z*. Alle Sarkoplasma-Durchgänge erscheinen dagegen im polarisirten Licht vollkommen dunkel, so dass die doppelbrechenden Glieder der Muskelsäulchen in der Längsansicht der Faser „wie vollständig isolirt auf schwarzem Grunde in regelmässiger Anordnung nebeneinanderliegen".

Engelmann (2) hat darauf aufmerksam gemacht, dass Doppelbrechung eine sehr weit verbreitete Eigenthümlichkeit contractilen Plasmas ist und schon bei den Protisten wahrgenommen werden kann. So zeigt der Stielmuskel der Vorticellen starke Doppelbrechung, und zwar verhalten sich die Fibrillen gerade wie die Fibrillen quergestreifter Muskeln einaxig mit einer der Längsrichtung der Fasern parallelen Axe. Bei Stentor erwies sich übrigens nebst den Muskelfibrillen auch die corticale Plasmaschicht in ihrer ganzen Dicke als doppelbrechend; sehr deutlich ist die Doppelbrechung auch an den Strahlen von Actinosphaerium, und auch hier wirkt wieder jeder Plasmastrahl wie eine doppelbrechende Faser mit einer optischen Axe, die der Längrichtung der Faser, also auch im Allgemeinen der Verkürzungsrichtung ihres Plasmas parallel ist. Durch dieselben

Eigenschaften zeichnen sich ferner auch die Fibrillen der Epithelmuskeln von Hydra aus. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten der doppelt schräg gestreiften Muskelzellen vieler Wirbellosen im polarisirten Lichte; nach Engelmann fällt nämlich „die optische Axe der Fibrillen nicht, wie nach aller Analogie zu erwarten war, mit der Längsrichtung der Fibrillen, sondern unter allen Umständen mit der Längsaxe der Muskelfasern zusammen"; stets erscheinen die letzteren, welchen Winkel auch immer die Fibrillen mit der Faseraxe bilden mögen, maximal hell, wenn zwischen den gekreuzten Nicols die letztere unter einem Winkel von 45° gegen die Polarisationsebenen orientirt ist.

Es scheint hiernach, dass in allen Fällen, wo contractile Plasmatheilchen dauernd in einer bestimmten Richtung orientirt bleiben, Doppelbrechung als eine charakteristische Eigenschaft derselben hervortritt, und zwar scheint es sich durchwegs um einaxige Theilchen zu handeln, deren optische Axe mit der Richtung der Verkürzung zusammenfällt. Die quergestreiften Fibrillen würde man sich nach Engelmann vorzustellen haben als im Wesentlichen aus einer isotropen, in der Längsrichtung durchlaufenden Grundsubstanz bestehend, in welche in regelmässigen, den metabolen Gliedern entsprechenden Schichten doppelbrechende, als Sitz der verkürzenden Kräfte zu betrachtende Theilchen eingelagert sind.

In Kürze soll hier noch der Veränderungen gedacht werden, welche in Bezug auf die Querstreifung während der Contraction der Muskelfaser hervortreten, da dieselben fast ebensosehr morphologisches wie physiologisches Interesse haben. Wie die Beobachtung unmittelbar lehrt, besteht die Formänderung eines Muskels bezw. einer Faser oder Fibrille in Verkürzung und Verdickung; dies gilt natürlich nicht nur für die ganze Fibrille, sondern für jede einzelne Strecke derselben, für jede einzelne Querschicht.

Richtet man die Aufmerksamkeit auf eine contrahirte Stelle einer lebenden Muskelfaser, wie dies besonders bei Insectenmuskeln gelingt, über welche nach dem Herauspräpariren oft noch lange kurze Contractionswellen mit relativ sehr geringer Geschwindigkeit hinziehen, so überzeugt man sich leicht, dass innerhalb einer solchen Welle sich zweierlei Querstreifen darbieten, schmale, die immer sehr dunkel erscheinen, und helle, etwas breitere. Die contrahirte Faser zeigt daher im Allgemeinen ein ähnliches Aussehen, wie die ruhende, d. i. eine regelmässige Abwechslung dunkler und heller Querbänder, nur sind die einzelnen Streifen einander viel näher gerückt und insbesondere die dunklen viel schmaler, als an der erschlafften Faser.

Auch ist leicht zu erkennen, dass die dunklen, sehr scharf ausgeprägten Streifen dort auftreten, wo im erschlafften Muskel sich die Schichten *J Z J*, bezw. *J N E Z E N J* befinden, und dass die hellen Streifen im Wesentlichen verkürzten Streifen (*Q h Q*) entsprechen.

Muskelfasern von Insecten, welche in starkem Alkohol getödtet wurden, zeigen sehr oft derartige locale Contractionen („fixirte Contractionswellen"), an welchen sich dann unter Zuhülfenahme von Färbungsmethoden und Reagentien die histologischen Veränderungen, welche die quergestreiften Fibrillen beim Uebergang aus dem Ruhezustand in die Contraction erleiden, sehr genau feststellen lassen. Da diese, allerdings sehr subtilen Erscheinungen doch in theoretischer Beziehung von grösstem Interesse sind, so muss hier noch etwas näher darauf eingegangen werden.

Wir folgen dabei wiederum den ausgezeichneten Untersuchungen Rolletts (22).

Betrachtet man z. B. eine gut fixirte Contractionswelle an einer Faser von Otiorhynchus mastix nach Färbung mit Hämatoxylin (Fig. 31), so tritt zunächst wieder ganz überzeugend hervor, dass der dunkelblaue Streifen *C* des contrahirten Theiles der Faser, Nasse's „Contractionsscheibe" entsprechend, aus der Umbildung der Schichtenfolge (*J N E Z E N J*) hervorgegangen ist, also demjenigen Abschnitt, welchen Engelmann als „isotrope", Rollett als „arimetabole" Schicht (α) bezeichnet hat.

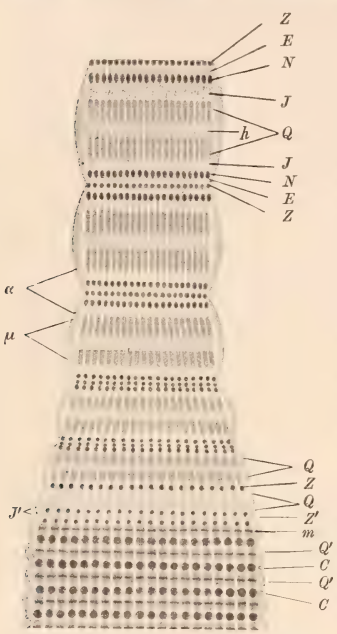


Fig. 31. Muskelfaser mit einer angelegten Contractionswelle von Otiorhynchus mastix. (Nach Rollett.)

In den erschlafften arimetabolen Schichten sind die Streifen *Z* und *N* stark gefärbt, die Streifen *E* und *J* gar nicht oder nur sehr schwach; in den erschlafften „metabolen" Abschnitten (*Q h Q*) (Engelmann's „anisotrope" Schicht), welche Rollett mit (μ) bezeichnet, sind bekanntlich die Enden von *Q* immer intensiver gefärbt als die Mitte (*h*) (der Hensensche Streifen). Man sieht nun bei zunehmender Verkürzung der Abschnitte α die sich verschmälernden Streifen *N* immer näher an *Z* heranrücken, bis endlich die beiden *E* zwischen *N* und *Z* nicht mehr zu sehen sind, ähnlich wie das bei den weniger reich gestreiften Fasern von vornherein der Fall ist. Eine sehr auffallende Veränderung tritt nun im folgenden Stadium innerhalb der Schichtenfolge α auf. An Stelle der bis dahin farblosen Schichten *J* treten zwei stark gefärbte Streifen, während zwischen diesen an Stelle von *Z* ein helles Band erscheint.

Rollett bezeichnet die ersteren mit *J'* und den letzteren mit *Z'*, da dieselben zweifellos aus *J* und *Z* hervorgegangen sind, wofür insbesondere auch das Verhalten im polarisirten Lichte spricht, indem die dunklen *J'* gerade so wie die hellen *J* einfach brechend, das helle *Z'* dagegen wie *Z* doppeltbrechend sich erweisen. Wenn, wie es bisweilen der Fall ist, vor Ausbildung des eben geschilderten Stadiums die Schichten *J'* noch nicht ganz dunkel, die Schichten *Z'* dagegen noch nicht ganz hell und daher einander ähnlich erscheinen, so zeigt die Muskelfaser an den betreffenden Stellen der Contractionswelle die undeutlichste Querstreifung; es ist dann das sogenannte „homogene" Stadium früherer Autoren vorhanden, welches den Uebergang zur Schichtenfolge *J'* und *Z'* + *J'* vermittelt, welche ihrerseits wieder das häufigste Uebergangsstadium zu der Streifenfolge des vollkommen

contrahirten Muskels bildet. Indem nämlich das helle Z' zwischen den dunklen J' verschwindet, verschmelzen die letzteren zu dem schon von Nasse beschriebenen „Contractionsstreifen“ C, der stark lichtbrechend, immer sehr dunkel und bei Hämatoxylinfärbung intensiv blau erscheint. Er entspricht, wie ohne Weiteres ersichtlich ist, der Schichtenfolge $J + Z + J$ oder $J + N + E + Z + E + N + J$ der erschlafften, ruhenden Faser, aus deren Umwandlung er hervorgegangen ist.

Die Veränderungen innerhalb der (metabolen) Schichtenfolge $(Q\,h\,Q)$ sind Anfangs weniger auffallend, und auch die Verkürzung ist eine geringere. Später tritt eine Aufhellung ein, der Unterschied zwischen den dunkleren Q und h verwischt sich mehr und mehr und schliesslich tritt an die Stelle des letzteren (wenigstens in vielen Fällen) ein dunkler, schlecht begrenzter Streifen (m. Rolletts). Die ganze veränderte Schichtenfolge $(Q\,h\,Q)$ der contrahirten Faser bezeichnet Rollett mit (Q'). Oft erfolgt der Uebergang zwischen dem erschlafften und contrahirten Theil einer Faser nicht so rasch wie in dem der vorstehenden Schilderung zu Grunde gelegten Beispiel, sondern viel langsamer, so dass die einzelnen Stadien sich über mehrere Segmente der Faser erstrecken, ein Umstand, der die Deutlichkeit der Bilder noch vielfach erhöht.

Die Polarisationserscheinungen während der Contraction lassen sich an frischen Muskelfasern schwer verfolgen, doch konnte Rollett (22) sich trotzdem mit Sicherheit von einem Sinken der Doppelbrechung während der Contraction überzeugen, einer Thatsache, welche sich auch an fixirten Contractionswellen feststellen lässt und die schon Engelmann (23) vermuthete (vergl. Ebner 24, p. 233).

Sie ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass solche mit fixirten Contractionswellen versehene Muskelfasern auf Gypsgrund in der Additions- und Subtractionslage betrachtet, mit ihren contrahirten Partieen keine auffallend andere Farbenänderung hervorrufen, als mit ihren erschlafften Partien, obschon sonst eine Zunahme der Dicke der Muskelschicht die Farbe sehr erheblich steigert (wenn sich z. B. zwei erschlaffte Fasern theilweise decken). Selbst sehr hohe Contractionswellen zeigen im Vergleich mit den erschlafften Theilen der Faser keine oder nur geringe Abweichungen im Sinne steigender oder sinkender Farben in der Additions- oder Subtractionslage. Diese Thatsache lässt nur die Deutung zu, dass in contrahirten Muskelfasern die Farbensteigerung, welche mit der Verdickung der Faser einhergehen sollte, compensirt oder übercompensirt wird durch ein mit der Contraction einhergehendes Sinken der Doppelbrechung.

Die Untersuchung im polarisirten Lichte giebt noch über ein weiteres wichtiges Verhalten quergestreifter Muskelfasern bei der Contraction Aufschluss. Vergleicht man nämlich an geeigneten Präparaten (Fig. 32) bei gekreuzten Nicols die Höhe der metabolen und arimetabolen Schichten beim Uebergang von erschlafften Theilen der Faser zu den contrahirten, so bemerkt man, dass mit zunehmender Verkürzung die Höhe der isotropen (arimetabolen) Schichten mehr als die der anisotropen (metabolen) abnimmt, das Volumen der letzteren also — da das Gesammtvolumen des betreffenden Faserabschnittes, wie das der ganzen Faser constant bleibt — auf Kosten der ersteren

wächst. Engelmann hat an geeigneten Objecten diese Thatsache auch durch mikrometrische Messungen sichergestellt. Zur Erklärung dieser Erscheinung nimmt Engelmann an, das bei der Contraction Flüssigkeit aus der isotropen in die anisotrope Substanz übertritt; die anisotrope Substanz quillt, die isotrope schrumpft. Dieser Wassertausch zwischen den metabolen und arimetabolen Schichten muss natürlich zwischen den diesen Schichten entsprechenden Gliedern der Muskelsäulchen, bez. der einzelnen Fibrillen angenommen werden. Da bei der Erschlaffung die umgekehrten Volumenänderungen wie bei der Verkürzung stattfinden, so folgt, dass bei der Erschlaffung die übergetretene Flüssigkeit sich wieder in die isotrope (arimetabole) Schichtenfolge zurückbegiebt. Diese Annahme wird nicht nur durch die beschriebenen Volumenänderungen der beiden Hauptschichtenfolgen jeder Fibrille nahegelegt, sondern sie erfährt auch eine wesentliche Stütze durch die oben erwähnte Abnahme der Doppelbrechung bei der Contraction, sowie dadurch, dass dann auch im gewöhnlichen Lichte die isotrope (arimetabole) Schichte dunkler, undurchscheinender, die anisotrope dagegen (mit Ausnahme der Mittelscheibe) heller, durchsichtiger wird. In dem Maasse, als die Schichten *Q* (Querscheiben) Wasser aus der isotropen Schichtenfolge imbibiren, müssen sie nicht nur voluminöser, sondern auch schwächer lichtbrechend, heller, sowie auch schwächer doppeltbrechend, die isotropen Schichten dagegen umgekehrt kleiner und stärker lichtbrechend, scheinbar dunkler werden, wie man es thatsächlich auch findet. Endlich steht auch die veränderte Färbbarkeit der contrahirten Faserabschnitte mit der Annahme einer Quellung der anisotropen Schichten auf Kosten der isotropen in guter Uebereinstimmung. Es ist bekannt, dass die Tingirbarkeit quellbarer Körper ausser von ihrer chemischen Zusammensetzung auch noch in hohem Maasse von dem jeweiligen Quellungsgrade abhängt. Für jede einzelne quellungsfähige, tingirbare Masse gilt die Regel, dass dieselbe sich um so intensiver färbt, je geringer ihr Gehalt an Imbibitionswasser ist. In der That beobachtet man nun bei der Contraction eine gesteigerte Tingirbarkeit der arimetabolen (isotropen) Schichten, während die metabolen (anisotropen) Schichten durch Hämatoxylin sehr viel schwächer als im Ruhezustande gefärbt werden.

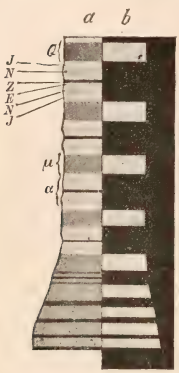


Fig. 32. Muskelfaser (von Telephorus) während der Contraction *a* im gewöhnlichen, *b* im polarisirten Licht. (Nach Engelmann aus Foster's Lehrbuch der Physiologie.)

LITERATUR.

1. **Ballowitz,** Fibrilläre Structur und Contractilität (Pflüger's Arch. 46. Bd. p. 433).
2. **Engelmann,** Pflüger's Arch. 11. Bd. Ueber Contractilität und Doppelbrechungsvermögen. 1875.

3. **Bütschli,** Bronn's Klassen und Ordnungen der Thiere (Protozoa II).
4. **M. Verworn,** Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
5. **Czermak,** Zeitschr. f. wiss. Zool. IV. 1853.
6. **Kühne,** Zeitschr. f. Biologie. N. F. 23. 1886. p. 93 ff.
7. **Kühne,** { Reichert's Archiv. 1859. p. 824.
{ Myologische Untersuchungen. Leipzig 1860. p. 23.
8. **Rhode,** Die Muskulatur der Chaetopoden (Zoolog. Beiträge von A. Schneider. I.).
9. **O.** und **R. Hertwig,** Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XV. 1881. p. 1 ff.
10. **E. Ballowitz,** Archiv f. mikrosk. Anatomie. 39. Bd. p. 291 ff.
11. **G. Schwalbe,** Archiv. f. mikrosk. Anatomie. 5. Bd. 1869.
12. **Engelmann,** Pflüger's Arch. 25. Bd. 1881. (Ueber den faserigen Bau der contractilen Substanzen u. s. w.)
13. **Knoll,** Denkschriften der math.-naturwiss. Klasse der kais. Akademie der Wiss. in Wien. LVIII. 1891. p. 634.
14. **H. Fol,** Compt. rend. Tom. 106. p. 306. 1888.
15. **Steinach,** Pflüger's Arch. 52. Bd. 1892.
16. **Heidenhain,** Studien des physiolog. Instituts zu Breslau. Heft I. 1861.
17. **Drasche,** Verhandl. der anatom. Ges. 1892. p. 250.
18. **Knoll,** Sitzungsber. der Wiener Akademie. CI. Abth. III. 1892. p. 498.
19. **Retzius,** Biolog. Untersuchungen. 1881.
20. **Rollett,** Untersuchungen über den Bau der quergestr. Muskelfasern. I. und II. Aus den Denkschr. d. mathem.-naturwiss. Klasse der Wiener Akademie. XLIX. und LI. 1885.
21. **Leo Gerlach,** Ueber das Verhalten des indigoschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe lebender Thiere. Habilitationsschrift. 1876.
22. **Rollett,** Denkschriften der Wiener Akademie. LVIII. 1891. (Unters. über Contraction und Doppelbrechung der quergestr. Muskelfasern.)
23. **Engelmann,** Pflüger's Arch. VII. p. 174.
24. **V. v. Ebner,** Untersuchungen über die Ursache der Anisotropie organ. Substanzen. Leipzig 1882.

B. Die Formänderung des Muskels bei der Thätigkeit.

Ein Theil der die Muskelthätigkeit begleitenden Erscheinungen, wie insbesondere die in ihrem Gefolge auftretenden Veränderungen der optischen Eigenschaften fanden bereits im Vorhergehenden Besprechung. In Bezug auf die chemische Zusammensetzung der Muskelsubstanz und deren Aenderungen bei der Thätigkeit darf wohl auf die neueren Lehrbücher der physiologischen Chemie verwiesen werden. Es bleibt noch übrig, die bei Weitem auffallendste Erscheinung der Muskelthätigkeit, nämlich die Formänderung (Contraction), näher ins Auge zu fassen. Das Wesentlichste hierbei, die Verkürzung in der Längsrichtung unter gleichzeitiger Verdickung (Zunahme des Querschnittes) tritt natürlich in allen Fällen hervor, wo contractile Plasmatheilchen dauernd oder wenigstens zeitweise in einer bestimmten Richtung orientirt sind. So wurde schon oben auf die mehr oder weniger rasch, bisweilen blitzschnell erfolgende Verkürzung und Verdickung gewisser Pseudopodienformen (Myopodien, Myophrysken), sowie der schon als echte Muskeln zu bezeichnenden Myoïde oder Myoneme gewisser Infusorien hingewiesen, und in der That lassen sich hier sozusagen in elementarer Weise dieselben Formänderungen an einzelnen Fibrillen (oder Fibrillenbündeln) beobachten, welchen wir auch wieder bei den aus zahlreichen Zellen zusammengesetzten, hochcomplicirten Organen begegnen, die man gewöhnlich als Muskeln der höher organisirten Thiere zu bezeichnen pflegt. In allen Fällen beruht aber der mechanische Effect der Formänderung eines Muskels auf der Verkürzung desselben in der Längsrichtung, niemals auf der Verdickung. Daher pflegt man in der Regel auch nur von Verkürzung oder Contraction zu sprechen, wenn von Muskelthätigkeit die Rede ist.

Es wurde bereits bei Erörterung der Thätigkeitsäusserungen der Myoïde hervorgehoben, dass ein einmaliger Reiz von sehr kurzer Dauer, wie etwa eine einfache rasche Dichtigkeitsschwankung eines elektrischen Stromes oder ein möglichst kurzer mechanischer Anstoss, eine ebenfalls sehr rasch ablaufende Contraction mit darauffolgender langsamerer Wiederverlängerung bewirkt; man bezeichnet einen solchen rasch verlaufenden Contractionsvorgang, wie er besonders für quergestreifte Muskeln charakteristisch ist, als „Zuckung“. Es ist aber diese elementare Thätigkeitsform keineswegs den Muskeln allein

eigenthümlich, denn einerseits kann man die rythmischen oder auch arrythmischen Bewegungen eines Flimmerelementes als aus einzelnen, aufeinanderfolgenden Zuckungen bestehend auffassen, sowie auch Geisseln in vielen Fällen „zuckend" sich contrahiren, andererseits giebt es zahlreiche Muskeln, vor Allem die einkernigen, glatten Muskelzellen, welche sich so langsam verkürzen, dass man hier ebensowenig von „Zuckungen" sprechen kann, wie etwa bei der noch viel trägeren Verkürzung der Pseudopodien bei den meisten Rhizopoden.

Stets aber ist, wie es scheint, eine „zuckende" Contraction an das Vorhandensein fibrillärer Structur (besonders mit Querstreifung) geknüpft, obschon, wie das Beispiel der glatten Muskelzellen lehrt, nicht umgekehrt die Differenzirung von Fibrillen auch immer eine sehr rasch verlaufende Contraction bedingt.

In den ausgeprägtesten Fällen „zuckender" Contraction beginnt die Verkürzung für die unmittelbare Wahrnehmung scheinbar gleichzeitig mit der erregenden Ursache, erreicht in kürzester Zeit ihren grössten Werth, um dann sofort wieder langsamerer Erschlaffung zu weichen.

Der oft sehr grosse Unterschied, der sich in Bezug auf die Dauer der Verkürzung einerseits, der Wiederverlängerung anderseits bei contractilen, zuckenden Theilen niederster Thierformen geltend macht (Vorticellenstiel, Spirostomum, Myopodien etc.), ist zum grossen Theil durch die eigenthümlichen mechanischen Verhältnisse bedingt, unter welchen sich hier die Contraction und Erschlaffung vollzieht. Mehr oder weniger verhalten sich die zuckenden Fibrillen hier so wie etwa ein völlig unbelasteter, auf Quecksilber schwimmender Muskel, der seine normale Länge auch nur wieder zu erreichen vermag, wenn eine dehnende Kraft einwirkt.

Der Verlauf einer einfachen Zuckung ist meist so rasch, dass es unmöglich ist, durch unmittelbare Beobachtung etwas Näheres über die zeitlichen Verhältnisse der Contraction und das Verhalten der contractilen Fasern in den einzelnen Stadien der Verkürzung zu erfahren. Vielmehr bedarf es feinerer Hülfsmittel der Zeitmessung, um das Verhältniss der verschiedenen Phasen innerhalb des kurzen Actes einer Zuckung festzustellen*).

Die erste genauere Untersuchung hierüber verdanken wir Helmholtz (1850). Ein Mittel zur Messung so kleiner Zeiten, wie sie hier in Betracht kommen, ist vor Allem die graphische Aufzeichnung des zu messenden Vorganges auf einer schnell bewegten Fläche. Denken wir uns eine solche (etwa eine berusste Glas- oder Papierfläche) mit genügender Geschwindigkeit an der Spitze eines Schreibhebels vorbeibewegt, der, mit dem zuckenden Muskel verbunden, der Contraction desselben folgt, so erhalten wir eine krumme Linie (Curve), deren Abscissenwerthe den Zeiten, deren Ordinaten dagegen der Grösse der Verkürzung (Verdickung) des Muskels entsprechen. Auf diesem Princip beruht das Myographion von Helmholtz, an dessen Stelle in der Folgezeit zahlreiche andere ähnliche Apparate getreten sind, deren Beschreibung in jedem grösseren Lehrbuche nachgesehen werden kann.

*) Vergl. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, 1861, S. 31 (Geschichtlicher Ueberblick über die Bestrebungen, die bei der Nerven- und Muskelaction ins Spiel kommenden kleinen Zeittheilchen zu messen).

Bei jeder so gewonnenen „Zuckungscurve“ lassen sich die Zeitwerthe der Abscissenlinie leicht bestimmen, wenn entweder die Geschwindigkeit der Schreibfläche bekannt ist, oder wenn gleichzeitig mit dem „Myogramm“ Stimmgabelschwingungen verzeichnet werden.

Die Anwendung der graphischen Methode setzt uns nun in den Stand, sofort und gleichzeitig die charakteristischen Eigenthümlichkeiten des zu untersuchenden Bewegungsvorganges in Bezug auf seine Grösse, Dauer und Form zu erkennen. Wenn der Moment der Reizung auf der Curventafel in geeigneter Weise markirt ist, so fällt in der Regel sofort auf, dass die Erhebung des Zeichenstiftes von der Abscisse nicht mit dem Momente des Reizes zusammenfällt, sondern merklich später beginnt, so dass demnach der Beginn der Muskelverkürzung nicht im Momente der Einwirkung des Inductionsschlages erfolgt, sondern eine gewisse Zeit vergeht, ehe die durch die Reizung bewirkte Veränderung im Muskel zu einer Verkürzung desselben führt, die sich durch eine Bewegung des Schreibhebels äussert (Fig. 33).

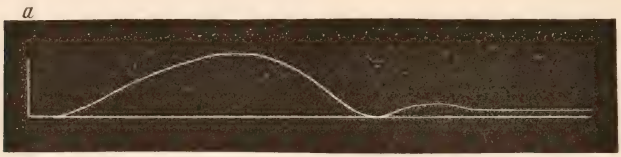


Fig. 33. Muskelzuckungscurve nach Helmholtz. *a* Moment der Reizung.

Die Länge dieser Zeit, welche durch das zwischen *a* und dem Anfang der Curve gelegene Stück der Abscisse gemessen wird, bestimmte Helmholtz für den durch einen Inductionsschlag direct gereizten, belasteten Froschmuskel zu etwa 0,01 Sekunde. Man nennt diese Zeit das Stadium der latenten Reizung (Latenzstadium), denn die Reizung bewirkt während derselben keinen merklichen mechanischen Effect. Hierauf beginnt die Verkürzung des Muskels, nachdem der auslösende Reiz bereits verschwunden ist, was durch die Erhebung des Zeichenstiftes bis zum Gipfel der Curve angezeigt wird. Von da ab verlängert sich der Muskel wieder, bis er endlich seine ursprüngliche Länge wieder erreicht. Die Zeit, welche vom Beginn der Verkürzung bis zum Maximum derselben verstreicht, heisst das Stadium der steigenden Energie, die Zeit von dem Maximum bis zur völligen Wiederausdehnung des Muskels das Stadium der sinkenden Energie; die Zeit endlich vom Beginn der Verkürzung bis zur vollständigen Wiederausdehnung entspricht der Zuckungsdauer.

Bezüglich der Grösse oder Höhe der Muskelzuckung darf man nicht ausser Acht lassen, dass es sich bei der graphischen Darstellung in der Regel um eine mehr oder minder beträchtliche Vergrösserung handelt, und man muss daher stets die Länge des zeichnenden Hebels berücksichtigen, wenn man die wahre Grösse der Verkürzung erfahren will. Die beiden Stadien der steigenden und sinkenden Energie lassen sich leicht bestimmen, indem man vom Gipfel der Curve eine senkrechte Ordinate auf die Abscisse zieht. In der Regel ist das erstere erheblich kürzer als letzteres, doch kann auch das Umgekehrte der Fall sein (z. B. bei Abkühlung). Hinsichtlich der Form der

Zuckungscurve ist zu bemerken, dass dieselbe oft nicht als der vollkommene Ausdruck des Bewegungsvorganges angesehen werden kann, indem in vielen Fällen der zeichnende Hebel (ganz abgesehen von möglichen Eigenschwingungen) so angeordnet ist, dass seine Spitze bei der Bewegung einen Kreisbogen beschreibt. Einen wesentlichen Einfluss auf die Form der Zuckungscurven hat natürlich auch die Geschwindigkeit der bewegten Schreibfläche, so dass eine und dieselbe Bewegung, durch denselben Hebel verzeichnet, sehr verschieden aussehende Curven liefern kann, je nachdem sich die Schreibfläche langsamer oder schneller bewegt.

I. Abhängigkeit des Contractionsverlaufes von der Natur des Muskels.

Die ausserordentlichen Verschiedenheiten, welche in Bezug auf die Schnelligkeit der Bewegungserscheinungen bei verschiedenen Plasmaarten bekannt sind, lassen von vorneherein erwarten, dass ähnliche Unterschiede auch bei Muskeln verschiedener Thiere, sowie bei verschiedenen Muskeln einer und derselben Thierspecies hervortreten werden, worauf ja übrigens auch die sehr weitgehenden Structurdifferenzen ohne Weiteres schliessen lassen. In der That lehrt schon ein flüchtiger Ueberblick, dass, abgesehen von den noch zu besprechenden äusseren Einflüssen, Form und Verlauf der Contraction ganz wesentlich von der Natur des Muskels abhängen. Hier macht sich vor Allem der ganz enorme Unterschied zwischen glatten und quergestreiften Muskeln geltend. Ausnahmslos verkürzen sich die ersteren unvergleichlich viel langsamer als diese, so dass man kaum jemals von einer „Zuckung“ zu sprechen Gelegenheit hat, wenn ein Einzelreiz auf glatte Muskelelemente wirkt. Der ganze Contractionsverlauf ist sozusagen makroskopisch, indem sowohl das Latenzstadium, wie alle Phasen der Verkürzung und Wiederverlängerung bequem mit dem Auge ohne alle weiteren Hülfsmittel verfolgt werden können.

Mitten inne zwischen diesen träge sich contrahirenden, glatten und den „zuckenden“ quergestreiften Muskeln der Wirbellosen und Wirbelthiere steht der aus einkernigen, quergestreiften Elementen gebildete Herzmuskel, dessen Contractionsverlauf weder so träge ist wie der der glatten, noch so rasch wie jener der meisten quergestreiften Stammesmuskeln. Man war daher vielfach im Zweifel, ob es gerechtfertigt sei, jede einzelne durch einen Momentreiz ausgelöste Contraction des Herzens (die sich übrigens hinsichtlich ihres Verlaufes in keiner Weise von einem natürlichen „Herzschlag“ unterscheidet) der elementaren Einzelzuckung eines Stammesmuskels gleichzusetzen. Gleichwohl kann an der Berechtigung hierzu nicht im Mindesten gezweifelt werden. Denn es ist klar, dass die längere Dauer an sich in keiner Weise als Beweis dafür angesehen werden kann, dass die einmalige Contraction des Herzmuskels einer einfachen Zuckung nicht entsprechend sei. Es kommen eben, wie gezeigt werden wird, auch unter den quergestreiften Skeletmuskeln verschiedener Thiere und selbst unter den Muskeln eines Individuums sehr beträchtliche Verschiedenheiten in Bezug auf die Geschwindigkeit des Zuckungsverlaufes vor, und es lässt sich diese letztere leicht künstlich durch

verschiedene Eingriffe in noch viel höherem Maasse verzögern, als es bei der normalen Contraction des Herzens je der Fall ist.

Wir fassen demnach jede natürliche oder durch einen kurzdauernden künstlichen Reiz ausgelöste Einzelcontraction des Herzmuskels (der Wirbellosen und Wirbelthiere) als eine elementare, aber in allen Phasen verzögerte, gedehnte Zuckung auf.

Untersucht man unter möglichst vergleichbaren Bedingungen etwa am Frosch den zeitlichen Verlauf der Zuckung eines Skeletmuskels und des Herzens bei Reizung mit einem einzelnen Inductionsschlag mittelst der graphischen Methode, etwa durch einen aufgelegten leichten Hebel, so findet man, wie schon Marey (1) hervorhebt, dass die Herzcurve und die Muskelzuckungscurve bezüglich ihrer Form dieselben charakteristischen Eigenthümlichkeiten des rascheren Ansteigens und langsameren Absinkens darbieten. Doch findet man das Stadium der latenten Reizung ausnahmslos beim Herzen wesentlich länger als unter sonst gleichen Umständen beim Skeletmuskel, eine Thatsache, die um so auffälliger hervortritt, je grösser der Unterschied der Geschwindigkeit des Contractionsverlaufes zwischen den beiden quergestreiften Muskelarten desselben Thieres ist. Da dies bei den poikilothermen Wirbelthieren in einem höheren Maasse der Fall ist, als bei Warmblütern, so ist auch der Unterschied in der Grösse der Latenzstadien ersterenfalls bedeutender. So kann beim Frosch die Latenzzeit des Herzmuskels bis 0,28 Sek. dauern, während dieselbe beim Gastrocnemius desselben Thieres nach Helmholtz 0,01 Sekunde beträgt und nach neueren Untersuchungen noch wesentlich kürzer ist (0,005 Sekunde). Das Stadium der steigenden Energie beträgt für das Froschherz nach Marchand (2) 2—3 Sekunden, während derselbe Zeitraum für die Zuckung eines Skeletmuskels nur nach Bruchtheilen einer Sekunde misst. Durch einen ähnlich trägen Contractionsverlauf zeichnen sich auch die dem Herzmuskel noch in anderer Beziehung sehr nahe stehenden quergestreiften Muskeln der Medusen aus (Romanes 3).

In neuerer Zeit sind nun ähnliche, wenn auch nicht so weitgehende Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Zuckung auch bei den quergestreiften Stammesmuskeln selbst und zwar nicht nur bei verschiedenen Thieren, sondern auch bei einem und demselben Individuum, ja sogar in einem und demselben Muskel nachgewiesen worden.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass es im physiologischen Sinne zwei Arten vielkerniger, quergestreifter Muskelfasern giebt, solche, die sich durch einen raschen, und solche, die sich durch einen trägeren Contractionsverlauf auszeichnen („flinke“ und „träge“ Muskeln). Zwischen beiden giebt es zahllose Zwischenstufen.

So lässt sich leicht zeigen, dass die Skeletmuskeln einer Schildkröte oder des Chamäleons sich im Allgemeinen sehr viel langsamer zusammenziehen, als etwa die eines Frosches oder Warmblüters, und dass andererseits wieder gewisse Insectenmuskeln sich noch viel schneller contrahiren, als selbst die in dieser Beziehung am meisten begünstigten Warmblütermuskeln. Es ergiebt sich dies übrigens fast immer schon unmittelbar aus der Beobachtung der den betreffenden Thieren eigenthümlichen Bewegungen, und sei nur an die träge, langsame Locomotion der Schildkröte und andererseits an die ausser-

ordentlich raschen Schwingungen der Flügel vieler Insecten erinnert, wobei sich die bewegenden Muskelfasern oft mehrere hundert Mal in der Sekunde contrahiren müssen. Dementsprechend muss nun auch die Zuckungscurve solcher Muskeln unverhältnissmässig kürzer sein, als etwa die eines Frosch- oder gar Schildkrötenmuskels. Wahrscheinlich kann man, wie Hermann bemerkt (4, p. 38), in der Thierreihe eine continuirliche Scala in dieser Hinsicht aufstellen, welche nach Marey mit den äusserst rapiden Zuckungen der Flugmuskeln vieler Insecten beginnt; dann würden folgen die quergestreiften Skelettmuskeln der Vögel, Fische, Säugethiere, Frösche, Kröten und zu äusserst die der Schildkröte und des winterschlafenden Murmelthieres, dann die Herzmuskulatur und endlich die meisten glatten Muskelzellen, deren Contractionsverlauf, wie schon erwähnt, sozusagen makroskopisch ist.

Bei Froschmuskeln dauert die einzelne Zuckung bei gewöhnlicher Temperatur etwa 0,1—0,3 Sek., bei der Schildkröte oft mehr als 1 Sek., während bei den Flugmuskeln mancher Insecten die

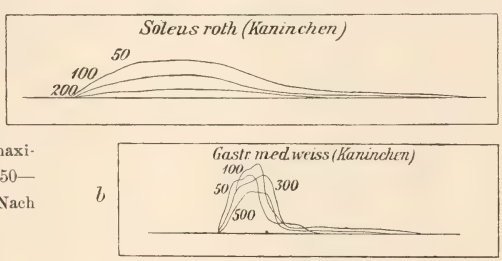


Fig. 34. *a* drei maximale Zuckungen bei 50, 100 und 200 gr Belastung; *b* vier maximale Zuckungen bei 50—500 gr Belastung. (Nach Cash.)

Zuckungsdauer bis auf $^1/_{300}$ Sekunde herabsinken, bei glatten Muskeln dagegen umgekehrt mehrere Sekunden betragen kann. Hand in Hand mit diesen Verschiedenheiten des Zuckungsverlaufes gehen auch Verschiedenheiten der Grösse des mechanischen Latenzstadiums, und zwar nimmt dasselbe mit wachsender Zuckungsdauer im Allgemeinen zu.

Von ganz besonderem Interesse ist nun die Thatsache, dass auch die quergestreiften Muskeln eines und desselben Thieres, wie sie in histologischer und chemischer Hinsicht verschieden sein können, auch in functioneller Beziehung ganz wesentliche Unterschiede erkennen lassen. Ranvier (5) machte zuerst die interessante Beobachtung, dass die rothen und blassen Muskeln des Kaninchens einen ganz verschiedenen Zuckungsverlauf zeigen, indem die ersteren durch eine verhältnissmässig lange Contractionsdauer und ein entsprechend längeres, mechanisches Latenzstadium vor den blassen Muskeln ausgezeichnet sind, welche nach einer kurzen Latenzzeit viel rascher zucken. Ranvier verglich bei Kaninchen insbesondere die Function des rothen M. semitendinosus mit der des blassen Vastus internus oder M. adductor magnus und fand, dass jener, durch einzelne Inductionsschläge gereizt, nicht wie der blasse Muskel rasche Zuckungen ausführt, sondern sich nach einem etwa vier Mal grösseren Latenzstadium allmählich verkürzt. Kronecker und Stirling (6) bestätigten diese Thatsache und fanden die Zuckungsdauer der

rothen Muskeln fast drei Mal so lang als die der weissen, während dagegen die Zuckungshöhe der ersteren im Vergleich zu jener der weissen immer sehr unbedeutend ist (Fig. 34 *a*, *b*).

Marey hatte ähnliche Beobachtungen an verschiedenen Muskeln des Frosches gemacht und z. B. den M. hyoglossus träger als den Gastrocnemius gefunden. Cash(7) stellte dann durch eingehende Versuche fest, dass sowohl beim Frosch wie bei der Schildkröte verschiedene Muskeln sich in ganz charakteristischer Weise durch Form und Verlauf der Zuckungscurve unterscheiden. Die mittleren Werthe der Contractionsdauer verschiedener Skeletmuskeln des Frosches sind in folgender Tabelle enthalten:

1)	M. hyoglossus	0,2—0,3	Sekunde
2)	„ rectus abdominis	0,17	„
3)	„ gastrocnemius	0,12	„
4)	„ semimembranosus	0,108	„
5)	„ triceps	0,104	„

Bei Testudo europaea fand Cash die Dauer der Zuckung von

1)	M. pectoralis mayor	1,8	Sekunde
2)	„ glutaeus	1,6	„
3)	„ palmaris	1,0	„
4)	„ gracilis	1,0	„
5)	„ biceps	0,9	„
6)	„ splenius capitis	0,9	„
7)	„ triceps brachii	0,8	„
8)	„ retrahens colli	0,75	„
9)	„ semimembranosus	0,6	„
10)	„ omohyoïdeus	0,55	„

Charakteristischer noch als die Dauer ist die Art des Verlaufes (Form) der betreffenden Myogramme. Viele derselben haben so prägnante Formen, dass sie gewissermaassen zum Signalement der Muskelspecies dienen können. Die beistehende Figur (35 *a*) zeigt, wie ganz anders sich der Gastrocnemius verhält, als die Triceps- und

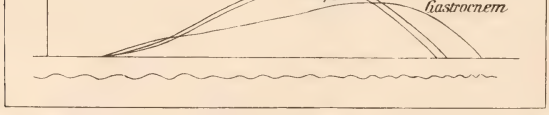


Fig. 35 *a*. Zuckungscurven von drei verschiedenen Froschmuskeln, unter gleichen Umständen aufgenommen. (Nach Cash.)

die Semimembranosus-Gracilis-Gruppe. Die letzteren Muskeln erreichen das Maximum der Verkürzung bald nach der Hälfte der Zeitdauer ihres gesammten Zuckungsverlaufes, während der Gastrocnemius $^2/_3$ seiner Zuckungszeit zur Verkürzung braucht und nur $^1/_3$ zur Verlängerung. Vergleicht man mit diesen Curven die beistehende Gruppe der trägsten Froschmuskeln (Fig. 35 *b*), so tritt der Unterschied sehr auffallend hervor.

Fast noch mehr geeignet, zu zeigen, wie formenreich die Zuckungscurven verschiedener quergestreifter Muskeln desselben Thieres sein können, ist Fig. 35 *c* von der Schildkröte. Am raschesten contrahirt sich der M. omohyoïdeus, entsprechend seiner Bestimmung, den Kopf des Thieres bei Gefahr schnell unter den schützenden Panzer zu ziehen, während der kraftvolle, zur Bewegung des schweren Thieres bestimmte Pectoralis mayor „mit energischem Anhube beginnt und ziemlich lange auf der Höhe der Zusammenziehung verharrt". Aehnliche Unterschiede dürften sich hinsichtlich der rasch beweglichen Augen- und Zungenmuskeln und der trägen Skeletmuskeln des Chamäleons herausstellen.

Es muss noch besonders bemerkt werden, dass sowohl die relative wie absolute Zuckungshöhe der flinken Muskeln auch beim Frosch viel grösser ist, als die der trägen. Ein 32 mm langer Rectus abdominis von R. esculenta zog sich bei mittlerer Spannung etwa

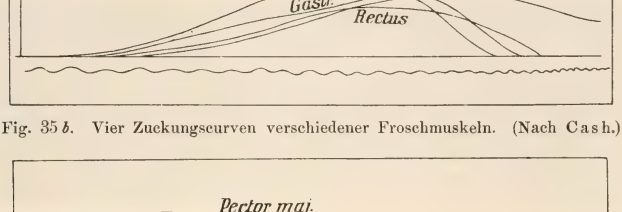


Fig. 35 *b*. Vier Zuckungscurven verschiedener Froschmuskeln. (Nach Cash.)

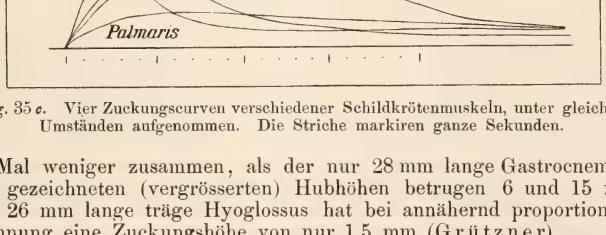


Fig. 35 *c*. Vier Zuckungscurven verschiedener Schildkrötenmuskeln, unter gleichen Umständen aufgenommen. Die Striche markiren ganze Sekunden.

2,6 Mal weniger zusammen, als der nur 28 mm lange Gastrocnemius. Die gezeichneten (vergrösserten) Hubhöhen betrugen 6 und 15 mm. Der 26 mm lange träge Hyoglossus hat bei annähernd proportionaler Spannung eine Zuckungshöhe von nur 1,5 mm (Grützner).

Ein sehr bemerkenswerthes Beispiel trägen Zuckungsverlaufes bei Warmblütermuskeln hat neuerdings Rollett (8) bekannt gemacht. Es wurde schon oben der Besonderheiten, insbesondere des Sarkoplasmareichthums gedacht, durch welchen sich die quergestreiften Muskeln der Fledermäuse auszeichnen. Reizversuche an denselben (mit einzelnen Inductionsschlägen) haben nun ergeben, dass der Zuckungsverlauf dieser ausgeprägt „trüben" Muskeln (M. pectoralis mayor, biceps und triceps) auffallend träge ist. Rollett berechnet im Mittel für das Latenzstadium 0,025 Sekunde, für den aufsteigenden Curventheil 0,146, für den absteigenden 0,350 Sekunde, also für die ganze Zuckungsdauer 0,496 Sekunde. Es erscheinen demnach diese Muskeln träger als alle Froschmuskeln, aber flinker als alle Schild-

krötenmuskeln, flinker als die rothen Kaninchenmuskeln, aber viel träger als die weissen desselben Thieres.

Sehr auffallend sind die Unterschiede im Zuckungsverlauf verschiedener anatomisch getrennter Muskeln desselben Thieres auch bei vielen Wirbellosen. So fand Ch. Richet (9) die Zuckungscurven der Schwanz- und Scheerenmuskeln beim Flusskrebs sehr verschieden, gleichgültig ob die Contraction vom Centralorgan oder durch künstliche Reizung ausgelöst wurde. Bei den Schwanzmuskeln ist der Verlauf derselben sehr kurz und erinnert an die Zuckung des Gastrocnemius vom Frosch. Der Scheerenschliesser zeichnet dagegen eine weit gedehntere Curve, die von der der Schwanzmuskeln immer wesentlich verschieden ist. Auch hier steht diese Thatsache wieder in Uebereinstimmung mit dem normalen Bewegungsmodus der betreffenden Theile (rasches Wippen des Schwanzes, trägere, aber lange dauernde Schliessung der Scheeren). Die grössten Unterschiede in dieser Richtung wird man sicher zwischen den Flugmuskeln und den übrigen

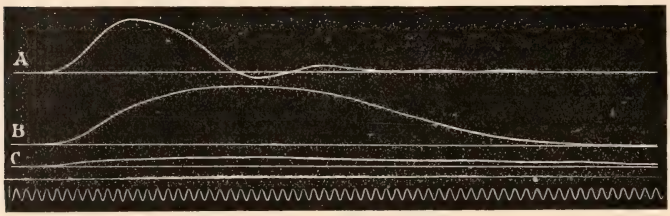


Fig. 36. *A* Zuckungscurve eines Extremitätenmuskels von Dyticus; *B* von Hydrophilus; *C* von Melolontha; sämmtlich bei gleicher Geschwindigkeit der Schreibfläche gezeichnet. (Nach Rollett.)

Körpermuskeln der Insecten erwarten dürfen, deren weitgehende histologische Verschiedenheit von vorneherein auf entsprechende functionelle Differenzen hinweist. Leider liegen eingehendere Untersuchungen über den Zuckungsverlauf der ersteren bisher nicht vor, und man weiss nur, dass sie sich ausserordentlich rasch contrahiren können. Dagegen hat Rollett neuerdings sehr interessante Beobachtungen mitgetheilt über physiologische Verschiedenheiten gleichnamiger, aber histologisch differenter Muskeln bei einander sonst sehr nahe stehenden Insecten (Käfern) (10).

Alle Skeletmuskelfasern des Dyticus weichen in ihrem Bau sehr wesentlich von allen Skeletmuskelfasern des Hydrophilus ab, während bei jedem dieser Käfer für sich alle Muskelfasern eine ganz übereinstimmende Structur erkennen lassen. „Bei Dyticus zeigen sich am Querschnitt platte Muskelsäulchen und dementsprechend radiär angeordnete Cohnheimsche Felder, wobei das Sarkoplasmageäder von grösseren, die Kerne umgebenden Ansammlungen federartig ausstrahlt“ (Fig. 25). Bei Hydrophilus dagegen finden sich polygonale Cohnheimsche Felder, welche in der Mitte eine von Sarkoplasma erfüllte Lücke zeigen; jedes Muskelsäulchen ist daher von einem centralen Canale durchzogen und gleichmässig vom Sarkoplasma umrahmt. Rollett benutzte Präparate von den genannten Käfern,

an welchen die die Oberschenkel des hinteren Beinpaares bewegenden Muskeln direct mit Inductionsschlägen gereizt wurden. Bei diesen Versuchen ergab sich ein wesentlicher Unterschied der Dauer und Form der Einzelzuckung für die zwei Käferspecies. Die Curve des Dyticus-Muskels steigt rasch zum Maximum der Verkürzung an, um hierauf auch wieder schnell zur Abscisse abzusinken. Die Curve des Hydrophilus-Muskels erreicht ihr Maximum viel später, hält sich nahe demselben längere Zeit und fällt dann ganz allmählich ab (noch gedehnter verläuft das Myogramm der Muskeln des Maikäfers) (Fig. 36). Der Zuckungsverlauf der Dyticus-Muskeln ist also dem der weissen, der der Hydrophilus- und Melolontha-Muskeln jenem der rothen Kaninchenmuskeln vergleichbar. Im Uebrigen variirt die absolute Dauer einer Zuckung und ihrer einzelnen Stadien in allen Fällen innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Die folgende Tabelle giebt die Mittelwerthe aus einer grösseren Zahl von Einzelversuchen nach Rollett.

Käfer	Latenzstadium	Zuckungsdauer	Aufsteigender Curventheil	Absteigender Curventheil
Dyticus	0,017	0,112	0,055	0,057
Hydrophilus	0,047	0,350	0,108	0,242
Melolontha	0,075	0,527	0,110	0,411

Vergleicht man damit die Zahlen, welche Marey (11) für die Flugmuskeln verschiedener Insecten als der möglichen Zuckungsgeschwindigkeit pro Sekunde entsprechend angiebt, so wird der ausserordentlich weitgehende Unterschied beider Muskelarten in sehr deutlicher Weise klargestellt:

Stubenfliege	330
Hummel	240
Biene	190
Wespe	110
Libelle	28
Kohlweissling	9

und wieder zeigt sich, dass die betreffenden Eigenschaften der Muskeln schon in den Bewegungen des unversehrten Thieres mehr oder weniger deutlich zum Ausdruck kommen.

Aus dem Bisherigen ergiebt sich, dass nicht nur die quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere, sondern auch die einer und derselben Thierspecies sehr weitgehende Differenzen in Bezug auf die zeitlichen Verhältnisse des Contractionsverlaufes darbieten. Dasselbe gilt nun nach Grützners Untersuchungen auch für die Fasern eines einzelnen Muskels. So wie es „flinke“ und „träge“ Muskeln giebt, so giebt es auch flinke und träge Muskelfasern, die in vielen und vielleicht den meisten Fällen einen anatomisch einheitlichen Muskel zusammensetzen. Schon im Jahre 1805 hat Ritter eine physiologische Verschiedenheit verschiedener Muskelgruppen behauptet und den Beugern beim Frosche eine geringere, „bedingte, endliche“, den Streckern eine beträchtlichere, „unbedingte, unendliche“

Erregbarkeit zugeschrieben. Auf die betreffenden Thatsachen wird an anderer Stelle näher einzugehen sein; hier sei nur darauf hingewiesen, dass auch durch spätere Versuche (insbesondere von Rollett) gezeigt wurde, dass bei elektrischer Reizung des N. ischiadicus die Beuger wesentlich durch schwache, die Strecker durch stärkere Ströme gereizt werden. Grützner constatirte dann (12), dass nicht nur bei indirecter Erregung vom Nerven aus, sondern auch bei directer Reizung die Beugemuskeln des Frosches sich früher und viel schneller zusammenziehen, als die Strecker, was am deutlichsten hervortritt, wenn beide Muskelarten durchblutet und nicht übermüdet sind.

Es würde sich also hier zunächst nur um ein weiteres Beispiel für den schon erörterten Satz handeln, dass verschiedene Muskeln desselben Thieres sich unter Umständen durch eine verschiedene Zuckungsdauer und, wie gleich hinzugefügt werden kann, auch durch eine verschiedene Erregbarkeit auszeichnen. Es wird später noch eine Beobachtung Ranvier's zu erwähnen sein, der zufolge der aus rothen (trägen) und blassen (flinken) Fasern gemischte Triceps humeri des Kaninchens im Anfang einer längeren Reizfolge wegen der leichteren Erregbarkeit der blassen Fasern wie ein ungemischter „weisser" Muskel „flink" zuckt, im Verlaufe der Ermüdung aber „träge" wie ein rother, weil die leichter erregbaren flinken Fasern auch rascher ermüden, als die trägen, aber ausdauernderen rothen.

Ein ganz analoges Verhalten konnte nun Grützner auch an den Beugern und Streckern des Froschfusses constatiren. Lässt man nämlich an blutleeren Schenkeln die trägeren Strecker und die flinken erregbareren Beuger häufige Zuckungen ausführen, so verschwindet der anfängliche Unterschied im Contractionsverlauf später vollkommen, ja er kann sich sogar umkehren. Das heisst, die Beuger, die vorwiegend aus leichter erregbaren, flinken Fasern bestehen, ermüden auch mehr als die überwiegend trägen, resistenteren Strecker. Dies ergiebt sich auch aus folgendem, von Grützner (l. c.) angestellten Versuch. Unterbindet man beim Frosch die Arteria iliaca auf der einen Seite, so springt das Thier zunächst mit scheinbar gleicher Kraft und in der Richtung seiner Längsaxe, indem es die Strecker (Gastrocnemius) beiderseits gleich gut in Thätigkeit setzen kann; bald jedoch lässt es die Extremität auf der unterbundenen Seite ausgestreckt liegen und zieht sie erst später, nach dem Sprung, an den Körper heran: die Erregbarkeit der Beuger hat durch die kurze Anämie schon beträchtlich gelitten.

Besteht ein einzelner Muskel aus zwei in dem angegebenen Sinn physiologisch verschiedenen Fasergruppen, und überwiegt die eine nicht allzu sehr über die andere, so ist, wie leicht ersichtlich, die Zuckungscurve bei genügend starker Reizung als aus der Combination von zwei durch Form und Verlauf verschiedenen Zuckungscurven hervorgegangen anzusehen, und es wird sich dies unter Umständen auch an den Myogrammen selbst ausprägen können. In der That kennt man schon seit lange eigenthümliche doppelgipfelige Zuckungscurven, deren Zustandekommen sich nun leicht erklärt (13). In manchen Fällen, wenn die „trägen" Fasern nicht allzu sehr hinter den „flinken" zurückstehen, sieht man gleich bei den ersten Reizungen auch die ersteren zur Geltung kommen; die Curve ist gleich von vorneherein zweigipfelig, wie beispielsweise die des

Wadenmuskels der Ratte (14) und in der Regel auch die des Sartorius vom Frosch. In anderen Fällen, wo, wie in der Regel, die flinken Fasern in der Mehrzahl vorhanden sind, contrahirt sich der gemischte, frische Muskel in Folge künstlicher Reizung Anfangs nur nach Art der flinken Fasern rasch, während die gleichzeitig mit-erregten, aber langsamer und träger sich contrahirenden Antheile einfach mitgerissen werden. Ermüdet man aber mehr und mehr die flinken Antheile, so kommen nun auch die trägen Fasern zur Geltung, und die Curve wird zweigipfelig (15).

In sehr instructiver Weise lässt sich, wie Grützner fand (16), die verschiedene Erregbarkeit und der Unterschied im Zuckungsverlauf der flinken und trägen Fasern mittelst chemischer Reizung am Sartorius des Frosches zeigen. Betupft man nämlich die obere, unmittelbar unter der Haut liegende Fläche dieses Muskels mit einer 1—2% Lösung von Kalisalpeter, so zieht sich der Muskel langsam zusammen; betupft man dagegen in gleicher Weise die untere Fläche, so bleibt der Erfolg oft ganz aus oder ist doch viel geringer. Wohl aber zuckt der ganze Muskel blitzschnell, wenn man ihn elektrisch mit einem Inductionsschlag reizt. Die Ursache dieses auffallenden Verhaltens hätte man nach Grützner darin zu suchen, dass der Sartorius des Frosches im Wesentlichen aus zwei Schichten verschiedener Muskelfasern besteht, indem die oberen (trägen) sich langsamer zusammenziehen als die unteren (flinken) und nur die ersteren durch das Kalisalz, beide, namentlich aber die flinken, durch den elektrischen Reiz erregt werden. Aehnlich verhalten sich auch viele Warmblütermuskeln (besonders dünne, wie Bauchmuskeln, Zwerchfell) im curarisirten Zustande. Betupft man sie mit Salzlösung, so ziehen sie sich ganz langsam (wurmförmig) zusammen; reizt man jedoch dieselbe Stelle vorher oder nachher mit einem Inductionsschlag, so erfolgt ihre Zusammenziehung blitzschnell zuckend.

Es kann auf Grund der mitgetheilten Thatsachen nicht wohl bezweifelt werden, dass in sehr vielen Fällen ein Muskel keine physiologische Einheit darstellt, sondern eine Mischung von mindestens zwei functionell verschiedenen Elementen, die bei den normalen Bewegungen der Thiere wohl auch verschiedenen Zwecken dienen, wie schon aus der Uebereinstimmung des Bewegungsmodus eines Organs oder eines einzelnen Muskels und der Zahl der die Bewegung charakterisirenden flinken oder trägen Fasern hervorgeht. Besonders instructiv ist es in dieser Beziehung, dass, wie Rollett bemerkt, an den Flügeln gewisser Insecten sich ausser den durch ungemein rasche Contractionen ausgezeichneten Thoraxfibrillen auch andere in anatomischer und physiologischer Hinsicht vollkommen verschiedene Muskeln inseriren, die allerdings an Masse im Vergleich zu jenen (den eigentlichen Flugmuskeln) sehr zurücktreten. Das Vorkommen von zweierlei Muskeln steht hier offenbar in Beziehung zu zwei verschiedenen Actionen. Die eine derselben ist die Entfaltung des Flugapparates, Stellung der Flügeldecken und Ausspannung der Flügel. Diese Action erfolgt etwa nach demselben Modus wie die Bewegung der Beine. Die zweite Action dagegen ist das Fliegen selbst, von welchem durch die Untersuchungen Marey's bekannt ist, dass es bei den Insecten durch eine oft zu ausserordentlicher Höhe gesteigerte Frequenz des Flügelschlages zu Stande kommt. In

diesem Falle ist der anatomische Unterschied der flinken und trägen Fasern höchst bedeutend, und die Thoraxfibrillen nehmen deswegen nicht nur in physiologischer, sondern auch in anatomischer Beziehung eine Sonderstellung ein. Sie vereinigen in sich gewissermaassen alle jene Eigenschaften, durch welche sonst in der Regel ausdauernde und rasch sich contrahirende Muskeln ausgezeichnet sind, nämlich einerseits grossen Sarkoplasmareichthum und andererseits eine sehr entwickelte, besonders reiche Querstreifung.

In den meisten anderen Fällen sind die histologischen Unterschiede zwischen flinken und trägen Muskelfasern viel geringer. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die letzteren, wenigstens bei den Wirbelthieren, sarkoplasmareicher, trüb und oft auch schmaler sind, während die flinken, erregbareren, aber auch leichter zu ermüdenden Muskelfasern weniger Sarkoplasma enthalten und daher heller erscheinen und meist auch breiter sind. Wie schon früher erwähnt, sind ferner die trüben Fasern oft durch Hämoglobin oder andere Farbstoffe gefärbt, ohne dass dies jedoch immer der Fall wäre.

Ein ganz analoges Verhältniss wie bei dem Flugapparat mancher Insecten findet sich auch bei sehr vielen Muscheln, indem der Schliessmuskel aus zwei durch Farbe und Structur scharf gesonderten Theilen besteht, die nachweisbare physiologische Verschiedenheiten darbieten und verschiedenen Functionen angepasst sind. In sehr auffallender Weise macht sich dies bei Pecten-Arten geltend, wo der grössere (gelblichgrau erscheinende) Antheil des Schliessmuskels aus quergestreiften, der (weiss aussehende) Rest aus glatten Muskelzellen zusammengesetzt ist. Wie Coutance und Jhering zeigten, vollführt der erstere allein die rasche Schliessung der Schale, während der glatte Muskel dieselbe langsam schliesst, aber dauernd und mit grosser Kraft geschlossen hält. Dies ist nicht mehr möglich und die Schale klafft sofort, wenn der glatte Antheil des Muskels durchschnitten wird; der gestreifte kann dann noch bei Reizung rasche Schliessung bewirken, aber dieselbe ist nie von langer Dauer. Die Zweckmässigkeit einer solchen Einrichtung liegt auf der Hand. Coutance (18) hat auch schon, wie später Knoll (17), durch directe Reizversuche den sehr auffallenden Unterschied im Contractionsverlauf des glatten und gestreiften Theiles des Schliessmuskels nachgewiesen. Aehnlich wie Pecten verhält sich nach Knoll auch Lima inflata, deren Schliessmuskel zwar nicht aus zwei schon makroskopisch deutlich gesonderten Antheilen besteht, aber in mehrfacher Lage an der Peripherie und vereinzelt im Innern glatte Elemente enthält, während die Hauptmasse des Muskels aus quer- (bezw. schräg-) gestreiften Zellen besteht. „Ruhig in Seewasser gelassen, klaffen die Schalen dieser Muschel in der Regel nicht unerheblich; von Zeit zu Zeit aber klappen sie jäh zusammen, wodurch das Thier sich ähnlich wie Pecten kräftig weiter zu schnellen vermag. Auch bei der Auster besteht der Schliessmuskel aus einem durchscheinenden grauen und einem weissen, sehnenähnlichen Theil, während bei Mytilus nur der weisse, bei Solen nur der graue vorkommt. Schwalbe, welcher zuerst die Zusammensetzung des grauen Antheils aus „doppeltschräggestreiften“ Muskelzellen erkannte,

machte auch schon auf functionelle Unterschiede beider Theile aufmerksam. Vergleicht man den Act des Schalenschliessens bei Ostrea und Mytilus, so sieht man, dass bei ersterer derselbe auf Einwirkung äusserer Reize hin plötzlich und rasch geschieht, bei letzterer dagegen sehr langsam und allmählich, so dass man bei offenstehenden Schalen bequem die Schliessmuskel durchschneiden kann, ohne dass dabei, wie bei der Auster, das Messer eingeklemmt wird. Schwalbe glaubt daher, dass die doppeltschräggestreiften Fasern der Auster mehr für plötzliche und energisch auszuführende Bewegungen eingerichtet sind, während die längsfibrillären wohl auch hier den festen Schluss besorgen. Bei Anodonta, wo eine ähnliche Differenzirung des Schliessmuskels in zwei schon makroskopisch unterscheidbare Abschnitte besteht, konnten weder Engelmann noch ich selbst einen merkbaren Unterschied in der Geschwindigkeit der Contraction zwischen den beiden verschieden gefärbten Theilen des Schliessmuskels nachweisen (19).

II. Abhängigkeit der Muskelcontraction von der Stärke der Reizung.

Eine systematische Untersuchung über diesen Punkt lässt sich am Besten mit Hülfe des elektrischen Reizes in Form einzelner Inductionsschläge ausführen, da sich deren Stärke mit fast unbegrenzter Feinheit abstufen lässt. Wir sind so in den Stand gesetzt, das Gesetz der Abhängigkeit der Verkürzung von der Reizstärke genau zu ermitteln. Man überzeugt sich leicht, dass unter einem gewissen Grenzwerth der Intensität (der „Reizschwelle“) der Reiz überhaupt nicht in sichtbarer Weise erregend wirkt; die Auslösung einer Contraction beginnt erst bei einer gewissen Reizstärke, und ihre Grösse (Höhe) nimmt dann nach Fick bei weiterer Verstärkung derselben einige Zeit proportional mit dem Reize zu; überschreitet die Stromstärke jedoch einen gewissen Werth, so hört das Wachsthum der Zuckungshöhe auf und behält von nun ab für jeden grösseren Werth der Stromstärke den einmal erreichten Maximalwerth. Diese Grenze liegt im Allgemeinen nur wenig über derjenigen, wo die erste, eben merkliche Zuckung ausgelöst wird. Den Vorgang dieser grössten Verkürzung und Wiederverlängerung bezeichnet man als eine „maximale Zuckung“. Mit Fick (20) kann man dieses Verhalten auch so ausdrücken, dass man sagt: „Jeder Reizanstoss löst entweder eine maximale oder gar keine Zuckung aus, nur in einem beschränkten Intervalle der Reizscala, das wegen seiner Kleinheit oft faktisch schwer zu treffen ist, liegen Reizstärken, die untermaximale — sozusagen unvollständige — Zuckungen auslösen.“ Wir werden später sehen, dass es Muskeln giebt, bei welchen immer nur maximale Zuckungen beobachtet werden (Herz).

Das Gesetz des annähernd proportionalen Wachsens der Zuckungshöhen innerhalb des erwähnten kleinen Intervalls, welches Fick seiner Zeit aus Versuchen über indirecte Reizung von Skeletmuskeln abgeleitet hatte, wurde in der Folge von Tigerstedt (21) bestritten, welcher (auch bei directer Reizung curarisirter Muskeln) findet, dass „bei gleichförmigem Zuwachs der Stärke des elektri-

schen Reizes die Muskelzuckungen zuerst schnell, dann immer langsamer (wahrscheinlich in Form einer Hyperbel) zunehmen, um schliesslich einem Maximum sich assymptotisch zu nähern" (l. c. p. 16), ein Satz, den auch Hermann schon vorher ausgesprochen hatte (4. p. 108).

Wie schon erwähnt, scheint der Herzmuskel sich auf den ersten Blick von allen quergestreiften Stammesmuskeln dadurch zu unterscheiden, dass jede Beziehung zwischen der Stärke des Reizes und der Grösse der darauf folgenden Contraction fehlt. Aus Untersuchungen von Bowditch und Kronecker (22) ergiebt sich, dass Inductionsströme von einer bestimmten Intensität unter allen Umständen maximale Zuckungen der vorher ruhenden Ventrikelmuskulatur auslösen, während schwächere Reize gar keine Wirkung haben, stärkere dagegen keinen anderen Erfolg als die schwächsten überhaupt wirksamen Reize: minimale Reize sind daher, wie es Kronecker ausdrückt, hier zugleich maximale, und selbst bei sorgfältigster Abstufung der Reizstärke gelingt es nicht, das Herz zu einer unvollständigen Zuckung zu bringen. Diese Regel scheint nur unter ganz besonderen Umständen eine Ausnahme zu erleiden. Mays (23) fand nämlich, dass zuweilen, und zwar sowohl bei höherer wie bei niederer Leistungsfähigkeit der Herzspitze vom Frosch, die Höhen der Pulse (Zuckungen) mit der Stärke der in gleichmässiger rhythmischer Folge einwirkenden Inductionsschläge beträchtlich wechseln. Er erhielt diesen Zustand am sichersten, wenn der Ventrikel, mit altem Blute gefüllt, im Oelbade am Manometer arbeitet.

Im Uebrigen wird man Fick beipflichten müssen, wenn derselbe in der betreffenden Eigenthümlichkeit des Herzmuskels nur die „extreme Entwickelung einer Eigenschaft erblickt, welche jeder andern Muskelfaser auch zukommt", da ja auch hier „die Breite des Intervalls der Reizscala für die untermaximalen Zuckungen in gar keinem Verhältniss zu dem unbegrenzten Theile dieser Scala steht, welchem die maximalen Zuckungen entsprechen". Freilich wird dadurch das Räthselhafte der letzteren an sich nicht vermindert, da es schwer einzusehen ist, warum über eine gewisse Grenze hinaus beliebig starke Reize immer nur quantitativ gleiche Umsetzungen bewirken, die nicht einmal dem überhaupt erreichbaren Maximum der Contraction entsprechen.

Dies geht, abgesehen von anderen noch zu erwähnenden Thatsachen, schon aus dem Umstande hervor, dass das, was durch Steigerung der Reizstärke nicht zu erzielen ist, durch rhythmische Wiederholung gleich starker Reize erreicht werden kann. Es wächst nämlich die Zuckungshöhe unter Umständen, wenn in gleichen Zwischenräumen gleich starke Inductionsströme auf den Muskel wirken. Zuerst wurde diese auffallende Erscheinung gerade wieder am Herzmuskel von Bowditch beobachtet, worauf Tiegel und Minot dieselbe auch an Skeletmuskeln des Frosches, Rossbach an Warmblütermuskeln, Richet an den Muskeln des Krebses und Romanes an jenen der Medusen feststellten (24). Wirken in rhythmischer Folge gleichstarke Inductionsströme auf die ruhende Herzspitze des Frosches ein, so gelingt es fast immer, eine förmliche Stufenleiter oder „Treppe" von Contractionen mit zunehmender Amplitude auszulösen, wie die beistehenden Curvenreihen zeigen (Fig. 37).

Ganz analoge Erscheinungen hat in der Folge Tiegel (l. c. p. 37) an blutdurchströmten und mit Curare vergifteten Froschmuskeln (Gastrocnemius) beobachtet. Werden einem solchen Muskel in regelmässigen Intervallen einzelne Inductionsschläge von gleich bleibender Stärke zugeführt, so wachsen die Zuckungshöhen, sofern es sich um maximale Reize handelt, continuirlich an, und zwar durch eine Reihe von mehreren Hundert Zuckungen, wobei die Höhe, welche die „Treppe" (d. i. die Curve, welche sämmtliche Gipfelpunkte einer aufsteigenden Zuckungsreihe verbindet) erreichen kann, innerhalb gewisser Grenzen mit der Stärke des Einzelreizes wächst. Bei Anwendung minimaler Reizstärken lässt sich gewöhnlich kein Ansteigen der Zuckungsreihe oder doch nur eine Spur desselben nachweisen, während es bei den maximalen Reihen stets aufs Schönste entwickelt ist (Fig. 38).

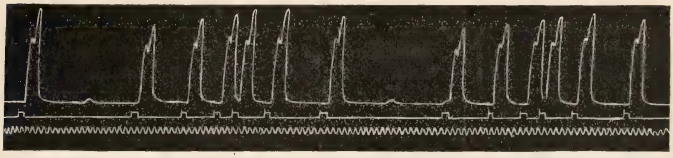


Fig. 37. Herz (Frosch) nach Sinusligatur künstlich gereizt. Die erste Zacke jeder Curve rührt von der Vorkammersystole, der eigentliche Gipfel von der Kammersystole her. Beide zeigen die „Treppe". (Nach Engelmann.)

Fig. 38. Erregung eines etwas erschöpften blutleeren Froschwadenmuskels durch Gruppen von je 1, 2, 3, 4, 5 gleichgerichteten maximalen Oeffnungsinductionsschlägen: Wachsen der Zuckungshöhen bei wiederholter Reizung in kurzen Intervallen („Treppe"). Abnahme bei längerer Dauer der Pause (Stimmgabel: $^1/_{10}$ Sek.). (Nach Engelmann.)

Wird eine solche Reihe unterbrochen und nach einer Pause wieder fortgesetzt, so ist die erste der neuen Zuckungen kleiner als die letzte vor der Pause (Tiegel, Rossbach, Buckmaster), doch nimmt der Muskel seine ansteigenden Zuckungen sofort wieder auf. Hierbei ist es innerhalb einer gewissen Breite vollkommen gleichgültig, in welchem Intervall die periodischen Reizungen erfolgen. Eine obere Grenze ist nur dadurch gegeben, dass die Reize nicht gar zu selten auf einander folgen dürfen, wenn noch eine „Treppe" erscheinen soll. Dieser obere Grenzwerth beträgt nach Bowditch für den Herzmuskel des Frosches etwa 60 Sekunden, für quergestreifte Skeletmuskel der Warmblüter nach Rossbach etwa 5 Sekunden. Die untere Grenze ist durch jenen Werth des Reizintervalles bestimmt, bei welchem die Zuckungsreihe zu einem Tetanus verschmilzt. In Bezug auf die Form der „Treppe" ist zu erwähnen, dass dieselbe unabhängig von Stärke und Häufigkeit der Reize stets die einer gleichseitigen Hyperbel ist.

Berücksichtigt man, dass die geschilderte Erscheinung unabhängig ist von der Natur des Reizes (sie tritt auch bei mechanischer

Reizung hervor), sowie auch vom Blutgehalt des Muskels, so scheint es zweifellos, dass man es hier mit einem Process zu thun hat, der mit dem Erregungsvorgang bezw. der Contraction des Muskels aufs Innigste zusammenhängt. Es muss späteren Erörterungen vorbehalten bleiben, die wahrscheinliche Ursache des geschilderten Verhaltens näher zu kennzeichnen. Bemerkt sei nur noch an dieser Stelle, dass eine ähnliche, nur viel länger anhaltende Nachwirkung wie nach jeder einzelnen Zuckung auch nach einer tetanischen Reizung hervortritt. Rossbach (l. c.) wie auch Bohr (25) fanden, dass ein und derselbe Reiz nach dem Tetanus eine grössere Wirkung (stärkere Zuckung) hervorruft, als vor demselben. Bei maximalen Reizungen ist diese positive Nachwirkung oft noch nach mehr als $^1/_2$ Stunde nachweisbar.

Wie die Höhe, so hängt auch die Latenzdauer der Muskelzuckung zum Theil von der Reizstärke ab. Der von Helmholtz für directe Reizung des Froschmuskels (Gastrocnemius) mit einzelnen Oeffnungs-Inductionsschlägen gefundene Werth für das Latenzstadium (0,01 Sek.) hat sich bei späteren Untersuchungen als viel zu gross herausgestellt, denn die nach verschiedenen Methoden erhaltenen Werthe von Place, Klünder, Lauterbach, Gad, Mendelssohn zeigen durchwegs, dass die Latenzdauer des direct mit Inductionsschlägen gereizten Froschmuskels nur etwa 0,005"—0,006" beträgt (vergl. Tigerstedt [26]). Auch Tigerstedt (l. c. p. 152) kommt bei seinen ausgedehnten Versuchen zu demselben Resultat. Es ist übrigens die Möglichkeit zu erwägen, dass die Latenzdauer der Muskelzuckung einen noch geringeren Werth hat, denn bei deren Bestimmung sind noch einige andere gleich zu erwähnende Momente mit zu berücksichtigen. Nach Burdon-Sanderson (27) beträgt das Stadium der latenten Reizung bei Froschmuskeln nur 0,0025 Sekunden, und Regeczy (28) leugnete überhaupt ganz dessen Existenz. Schon Helmholtz bemerkt, dass, wenn man mit Inductionsströmen arbeitet, die hinreichend stark sind, um das Maximum der Reizung hervorzubringen, die Intensität der Ströme beliebig verändert werden kann, ohne dass dadurch die Ergebnisse der Zeitbestimmungen geändert werden. Tigerstedt findet sowohl beim nicht curarisirten wie beim curarisirten Muskel die Latenzdauer der Zuckung bei directer maximaler Reizung mit Oeffnungs-Inductionsschlägen unabhängig von der Stärke des Reizes. Innerhalb des Bereiches der Stromesintensität jedoch, wo mit zunehmender Reizstärke auch die Zuckungshöhen wachsen, nimmt nach Tigerstedt mit abnehmender Zuckungshöhe die Latenzdauer stetig zu, und zwar zuerst langsam, später aber immer schneller. Dies gilt sowohl für den normalen wie für den durch Curare entnervten Muskel.

Die Latenzdauer des Gesammtmuskels und des Muskelelementes.

Es ist hier der Ort, die in neuerer Zeit wiederholt behandelte Frage zu streifen, ob das Latenzstadium des Muskelelementes, d. h. eines kleinsten Abschnittes einer Primitivfaser, von dem des aus zahlreichen Fasern bestehenden ganzen Muskels verschieden ist oder nicht; Alles, was seit Helmholtz über den zeitlichen Verlauf der Contrac-

tion experimentell ermittelt worden ist, bezieht sich auf Muskelindividuen im grob anatomischen Sinne. Fassen wir aber die mechanische Zustandsänderung des „Muskelelementes“ (d. h. eines möglichst kleinen Fasersegmentes) näher ins Auge, so ist es leicht ersichtlich, dass dabei nicht nur die activen, durch den Vorgang der Erregung bedingten Form- und Lageveränderungen, sondern auch jene passiven Verlagerungen mit zu berücksichtigen sind, welche aus der Verbindung des einzelnen Muskelelementes mit anderen in der Continuität der Faser resultiren. Für eine eventuelle Theorie der Muskelprocesse haben natürlich nur die ersteren unmittelbare Bedeutung, nichtsdestoweniger müssen die anderen mit berücksichtigt werden, weil sie, wie leicht zu zeigen ist, auf die Erscheinungsweise der Contraction des Gesammtmuskels von wesentlichem Einfluss sind. Es ist nicht schwer zu zeigen, dass bei Reizung eines belasteten parallelfaserigen Muskels am einen Ende die von der Reizstelle entfernteren Theile eine merkliche Dehnung erleiden, bevor sie in Contraction gerathen. Ueberaus deutlich lässt sich dies an polymeren Muskeln demonstriren (29). Wird z. B. der M. rectus int. maj. des Frosches, der etwa in der Mitte eine schräge sehnige Inscription besitzt, vertical mit dem tibialen Ende nach oben aufgehängt und mit zwei Zeichenhebeln armirt, von denen der eine in die obere Muskelhälfte dicht über der Inscription, der andere in die knorpelige Beckenpfanne eingestochen wird, und reizt man dann die untere Muskelhälfte mit einzelnen Inductionsschlägen, so lässt sich bei graphischer Verzeichnung der Gestaltveränderungen beider Muskelhälften jederzeit leicht zeigen, dass im selben Augenblick, wo die untere direct gereizte Hälfte sich zu verkürzen beginnt, die obere passiv gedehnt wird (Fig. 39). „Das dadurch bedingte Ansteigen der oberen Curve geht aber bald in ein Absteigen bis unter die Abscisse über, was einem Kürzerwerden der oberen Muskelhälfte entspricht,“ welches seinerseits ebenso wie die vorhergehende Verlängerung passiv verursacht ist. „Sobald nämlich der untere Muskel sich contrahirt, zieht er seine beiden Enden gegen einander, d. h. er hebt einerseits das Gewicht, dehnt andererseits die obere Muskelhälfte. Nun aber fliegt das einmal in Bewegung gesetzte Gewicht vermöge seiner Trägheit über die eigentliche Hubhöhe hinaus („Wurfhöhe“). Im selben Augenblick wird der ganze Muskel, also auch die obere Partie, entlastet; letztere schnellt daher zusammen, sie verkürzt sich und es täuscht dies eine vitale Contraction vor“ (l. c. p. 251).

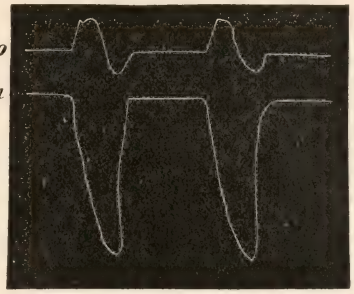


Fig. 39. *o* obere, *u* untere Muskelhälfte. (Nach Münzer.)

In der That wurde diese Erscheinuug seinerzeit von Regeczy (30) auch wirklich zu Gunsten der Annahme verwerthet, dass sich der Erregungsprocess durch eine sehnige Inscription hindurch von einer

Muskelhälfte auf die andere zu übertragen vermöge. Wird das Schleudern in passender Weise ganz vermieden, so erhält man unter sonst gleichen Verhältnissen nur Dehnung der oberen Muskelhälfte, die so lange andauert, als die untere verkürzt bleibt. Dasselbe, was hier von einem polymeren, durch eine sehnige Inscription in zwei physiologisch von einander unabhängige Hälften getheilten Muskel gesagt wurde, lässt sich aber auch übertragen auf die beiden Hälften eines monomeren parallelfaserigen Muskels, wie etwa des Sartorius, dessen unteres Ende belastet und gereizt wird, während ein leichter Schreibhebel durch die Mitte des Muskels gestochen wird. Stets wird dann die obere Hälfte des vertical aufgehängten Muskels zuerst merklich gedehnt, ehe die Verkürzung derselben beginnt(31). Diese Erscheinung fehlt, wenn der Zeichenhebel mit dem unteren Ende des Muskels in Verbindung ist, d. h. bei der gewöhnlich üblichen Art der Aufzeichnung der Muskelcontraction.

Es ist also eine der Verkürzung vorhergehende Verlängerung (Dehnung) des Gesammtmuskels nicht vorhanden. Dagegen erleitet jedes Muskelelement durch Reizung beziehungsweise Contraction einer entfernteren Stelle zunächst eine Dehnung, denn der belastete Muskel übt, so lange er bei seiner Contraction der Last eine Beschleunigung nach oben ertheilt, einen grösseren Zug auf seinen Aufhängepunkt aus, als in der Ruhe (Gad). Es ist klar, dass durch diesen Umstand das mechanische Latenzstadium des Gesammtmuskels wesentlich länger ausfallen muss, als das mechanische Latenzstadium des Muskelelementes, und dass demnach das kürzeste noch zu beobachtende Latenzstadium des Gesammtmuskels dem wahren Werthe desjenigen des Muskelelementes am nächsten kommen wird. Um diese Verzögerung des Latenzstadiums möglichst auszuschliessen, müsste eigentlich jeder Punkt des ganzen Muskels gleichzeitig erregt werden, was bei keiner Form der elektrischen Reizung der Fall ist. Auch bei Totaldurchströmung geht, wie wir sehen werden, die Erregung stets nur von bestimmten Stellen der durchflossenen Muskelstrecke aus. Auch hier stellt daher das mechanische Latenzstadium nur die obere Grenze der wirklichen Latenzdauer dar, da ja die Energie (mechanische Thätigkeitsäusserung) des Muskels schon über einen gewissen Werth gestiegen sein muss, ehe er dem Schreibhebel eine merkliche Bewegung ertheilen kann.

Tigerstedt (l. c.) hat aus einer grossen Zahl von Versuchen, welche unter den verschiedensten Bedingungen angestellt worden waren, für die Grösse des mechanischen Latenzstadiums des Frosch-Gastrocnemius folgende Werthe bestimmt:

Latenzdauer in Sek.	Zahl der Versuche	Procentisch
0,003	1	1,2
0,004	19	22,1
0,005	35	40,7
0,006	24	27,9
0,007	6	6,9
0,008	1	1,2

Die mechanische Latenzdauer würde demnach in diesem Falle 0,004—0,006 Sekunden betragen; in der grössten Zahl der Fälle (41 %) beträgt sie 0,005. Sicher wird also das mechanische Latenzstadium des Muskelelementes nicht länger als 0,004 Sekunden sein können, wahrscheinlich ist es aber noch sehr viel kleiner, da es als sicher gelten darf, dass innerhalb der als Latenzdauer der Muskelzuckung gewöhnlich bezeichneten Zeit, welche zwischen dem Augenblick der Reizung und dem irgendwie bestimmten Beginn der Verkürzung verfliesst, eine grosse Menge Muskelelemente schon in mechanischer Wirksamkeit begriffen sind. Am ehesten würde man noch aus dem Latenzstadium der Verdickung einer direct gereizten Muskelstelle, wobei ja der Thätigkeitszustand eines kleinen Muskelstückes in seiner zeitlichen Entwickelung verfolgt wird, auf die Latenz des Muskelelementes schliessen dürfen. Da ein einziges Muskelelement viel zu klein ist, um allein für sich durch seine Contraction irgend einen merklichen mechanischen Effect hervorzubringen, so lässt sich die Frage nach der Grösse seines mechanischen Latenzstadiums direct überhaupt nicht experimentell lösen (Gad). Dass es für die durch einen Reiz bewirkten chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz kein Latenzstadium giebt, darf auf Grund später zu erörternder Erfahrungen als sicher gelten; inwieweit aber eine merkliche Zeit verstreicht, ehe an Ort und Stelle mechanische Energie entwickelt wird, muss als fraglich bezeichnet werden.

III. Einfluss der Belastung (Spannung) auf Grösse, Dauer und Form der Muskelcontraction.

Es wurde schon erwähnt, dass der gänzlich unbelastete (etwa auf Quecksilber schwimmende) Muskel seine contrahirte Gestalt beibehält, wenn nicht eine dehnende Kraft einwirkt. Es ist daher auch unmöglich, den Verlauf der Verkürzung und Wiederverlängerung eines absolut ungespannten Muskels graphisch darzustellen. Stets muss mit demselben ein wenngleich noch so leichter Hebel verbunden werden, dessen Lageveränderung durch einen der Verkürzung entgegenwirkenden Zug (Belastung) wieder ausgeglichen wird, sobald die Erschlaffung beginnt. Dadurch sind gewisse Fehler der Zuckungscurven bedingt, die namentlich bei den älteren Versuchen, wo träge Massen nicht vermieden waren, sehr störend hervortraten. Besonders im absteigenden Ast der Curve kommt es dann in Folge der Eigenschwingungen der im Herabfallen stark beschleunigten Massen zu secundären kleineren Wellen, denen active Gestaltveränderungen des Muskels nicht entsprechen. Später hat man es gelernt, diese Fehler durch Benutzung möglichst leichter Hebel und passende Wahl des Angriffspunktes der Last fast ganz zu vermeiden (20).

Wenn während des Ablaufes einer Zuckung die Spannung des Muskels annähernd constant bleibt, wie es der Fall ist, wenn man denselben an einem langen, einarmigen Hebel von möglichst geringer Masse angreifen lässt, während ein Gewicht in grosser Nähe der Drehaxe an demselben Hebel in entgegengesetzter Richtung wirkt, so bezeichnet man eine solche Zuckung als eine „isotonische“ (Fick) (Fig. 40). Es zeigt sich nun, dass im Allgemeinen bei stärkerer Belastung die Höhe solcher Zuckungen mit der Grösse der constanten

Spannung allmählich, und zwar anfangs rasch, später viel langsamer abnimmt, aber keineswegs proportional der Belastung, so dass die entsprechenden Arbeitswerthe gleichzeitig ununterbrochen zunehmen (vergl. die Tabelle bei Santesson im Scandinavischen Archiv I, 1889, p. 25 f.). Unter gewissen Bedingungen macht sich bei wachsender Spannung direct eine Zunahme der Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) bemerkbar. Nachdem schon 1863 A. Fick an dem aus einkernigen Faserzellen bestehenden Schliessmuskel von Anodonta beobachtet hatte, dass die Hubhöhen mit zunehmender Belastung wachsen, constatirte Heidenhain dieselbe paradoxe Thatsache bei tetanisirender Reizung von quergestreiften Froschmuskeln, und später wurde dies auch bei Einzelzuckungen von verschiedenen Forschern beobachtet, wenn

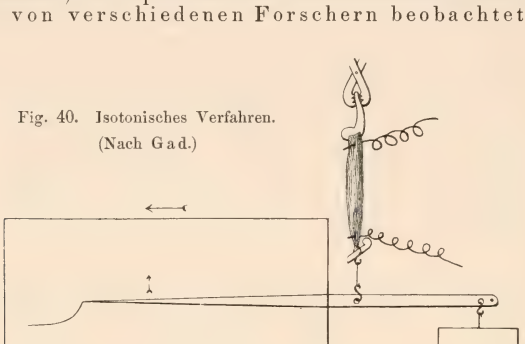


Fig. 40. Isotonisches Verfahren. (Nach Gad.)

bei isotonischem Verlauf die Belastung nicht zu gross war (Fick, Marey, v. Frey, 32). Besonders in dem Falle, wenn die Spannung des Muskels während der Contraction stetig oder von einem bestimmten Zeitmomente an zunimmt, wie es beispielsweise der Fall ist, wenn der Muskel an einer elastischen Feder angreift, fällt die Verkürzung grösser aus bei stärkerer Anfangsspannung als bei schwächerer.

Diese Thatsache wurde schon von Fick constatirt, indem er zeigte, dass, wenn ein Muskel in geeigneter Weise an der Verkürzung gehindert wird und die Zeit zwischen Reiz und Freigeben des Muskels passend gewählt war, die Zuckung stets grösser ausfiel als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Dieselbe Erscheinung zeigte sich auch, wenn der Muskel mit immer grösseren Gewichten belastet und immer im selben Zeitmomente nach der Reizung freigegeben wurde. Place (32) fand dann, dass bei Anwendung eines federnden Schreibhebels, wo der zu überwindende Widerstand und daher auch die Spannung während des Zuckungsablaufs stetig zunimmt, trotzdem auch die Zuckungshöhe bisweilen zunahm, wenn die Anfangsspannung von 0—25 gr vermehrt wurde. Später hat Tigerstedt (26) unter denselben Umständen auch bei noch höheren Anfangsspannungen ein

Wachsen der Zuckungsgrösse beobachtet. In einer sehr ausführlichen Arbeit hat endlich C. G. Santesson diese Verhältnisse behandelt (32).

Es ist durch alle diese Versuche als sicher erwiesen zu betrachten, dass innerhalb gewisser Grenzen die Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) mit der Anfangsspannung, sowie mit dem Spannungszuwachs während der Zuckung wächst, wobei zu bemerken bleibt, dafs diese Zunahme der Zuckungshöhe weder von den mechanischen Bedingungen der Versuche an und für sich, noch von einem etwaigen erregbarkeitsändernden Einfluss des elektrischen Reizes bedingt sein kann, sondern durch eine specifische Eigenthümlichkeit der lebendigen Muskelsubstanz veranlasst ist. Der Muskel ist, wie dies Fick ausdrückt, in einem gewissen Moment der Zuckung nicht immer derselbe elastische Körper, welchem je nach der in diesem Augenblicke gerade bestehenden Länge ein bestimmter (immer gleicher) Spannungswerth zukäme. Die Ursachen der betreffenden Wirkungen wird man aber füglich in nichts Anderem erblicken können, als in einem durch die mechanischen Bedingungen, unter denen sich die Zuckung vollzieht, bedingten und mit ihnen wechselnden latenten Erregungszustande. Schenk (33) spricht es übrigens direct aus, dass die starken Zugkräfte, welchen der Muskel stets ausgesetzt erscheint, wenn seine Zusammenziehung irgend gehemmt oder nur erschwert ist, auf denselben als „Reiz" wirken, der seinerseits sowohl die contrahirenden, wie unter Umständen auch die contractionslösenden Processe zu beeinflussen vermag. Gleichzeitig mit der Höhe ändert sich nämlich in der Regel auch die Zuckungsdauer mit wachsender Spannung des Muskels; dagegen wird der Beginn der Verkürzung nicht merklich beeinflusst. Wenn Tigerstedt die vom Muskel zu bewegende, äquilibrirte Masse bis zu 200 Gramm steigerte, sah er die Latenzdauer nur äusserst wenig verlängert im Vergleich zu deren Werth bei alleiniger Anwendung des leichten, fast masselosen Hebels.

Das eben geschilderte Verhalten quergestreifter Stammesmuskeln der Wirbelthiere ist, wie erwähnt, keineswegs für diese charakteristisch, sondern es lässt sich auch an glatten Muskeln sowie am Herzmuskel constatiren, ja es treten hier sogar die betreffenden Erscheinungen noch viel deutlicher hervor. Der Versuche von Fick über den Einfluss der durch verstärkte Belastung gesteigerten Spannung auf die Contractionsgrösse des Schliessmuskels von Anodonta wurde schon oben gedacht. Sehr auffallend gestalten sich die Erfolge einer vermehrten Spannung des Herzmuskels sowohl bei Wirbelthieren wie bei Wirbellosen. Freilich sind die beobachteten Wirkungen nicht immer eindeutig in Folge der die normalen rhythmischen Bewegungen des Herzens in der Regel vermittelnden intracardialen Nervenapparate, deren Mitwirkung nur schwer auszuschliessen ist. Am einfachsten gestalten sich die Versuche an dem von den Vorhöfen abgetrennten ganglienfreien Ventrikel des Froschherzens, der sogen. „Herzspitze", sowie an dem Schneckenherzen (Helix pomatia), in welchem Ganglienzellen mit Sicherheit ebenfalls nicht nachgewiesen sind. Da die Herzspitze des Frosches wie jeder ausgeschnittene Stammesmuskel nur bei künstlicher Reizung sich contrahirt, sonst aber fortdauernd in Ruhe verharrt, so eignet sie sich vortrefflich zur Untersuchung des Einflusses einer durch Steigerung des intracardialen

Druckes vermehrten Spannung der Muskelwand auf die Reizbarkeit und Leistungsfähigkeit derselben. Derartige Versuche wurden zuerst von Ludwig und Luchsinger (34) angestellt. Um den Einfluss des Druckes möglichst isolirt untersuchen zu können, wurde die Herzspitze mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllt. Bei einem Druckwerth von etwa 20—50 Ctm. Wasser beginnen dann meist regelmässige rhythmische Pulsationen des vorher ruhenden Ventrikels. Meist ist eine geringe mechanische Reizung nothwendig, um eine erste Contraction zu Stande zu bringen, der sich aber dann eine lange Reihe anderer spontan anschliesst. Mit dem Wechsel des Druckes wechselt auch die Pulszahl in ganz gesetzmässiger Weise, und zwar ist sie innerhalb gewisser Grenzen um so höher, je grösser der Druck (vgl. Tabelle bei Luchsinger l. c. p. 293). Analoge Beobachtungen an dem ebenfalls ganglienfreien Bulbus aortae des Frosches theilt Engelmann (35) mit. Am auffallendsten äussert sich jedoch der Einfluss der Wandspannung bei dem dünnwandigen Schneckenherzen (36). Schon am lebenden Thier zeigt sich, dass die durch Anschneiden bewirkte Entleerung des in Ruhe befindlichen Herzens stets zu einem mehr oder weniger lang anhaltenden Stillstand im erschlafften Zustande führt oder doch eine sehr verlangsamte Schlagfolge herbeiführt. Schneidet man das Herz heraus, so lässt sich leicht zeigen, dass jede selbst geringe Dehnung des erschlafften leeren Ventrikels genügt, um entweder (rhythmische) Contractionen auszulösen oder die Schlagfolge beträchtlich zu beschleunigen, wobei stets auch die Stärke der einzelnen Contractionen wesentlich gesteigert wird. Dieselbe Thatsache constatirte ganz neuerdings Schönlein (37) auch an dem Herzen von Aplysia. Ist die Dehnung nicht allzu schwach und dauert sie insbesondere einige Zeit an, so beobachtet man regelmässig eine mehr oder minder bedeutende Nachwirkung, indem rhythmische Contractionen auch nach Entspannung des Herzens noch einige Zeit fortdauern. Eine solche Nachwirkung sahen Ludwig und Luchsinger auch am Froschherzen.

Bei Helix pomatia gelingt es leicht, eine entsprechende Canüle durch den Vorhof hindurch bis in den oberen Theil des Ventrikels einzuführen und so das Herz mit Flüssigkeit (Schneckenblut) zu füllen. Unter diesen Umständen lässt sich nun der Innendruck und damit die Grösse der Wandspannung in einfachster Weise verändern. Oft genügt es schon, die gefüllte Canüle mit dem aufgebundenen Herzen nur ganz wenig aus der horizontalen Lage mit der Spitze nach unten zu neigen, um Pulsationen des vorher ruhenden Ventrikels eintreten zu sehen. Eine in vieler Beziehung noch zweckmässigere Methode besteht aber darin, die Canüle mit dem Herzen sofort vertical zu stellen, so dass zunächst der Druck der ganzen Flüssigkeitssäule auf die Innenwand des Ventrikels wirkt. Durch allmählich tieferes Eintauchen in ein weiteres mit 0,5 % Kochsalzlösung gefülltes Gefäss lässt sich dann leicht auch die Grösse des auf die Aussenfläche des Herzens wirkenden Druckes von Null bis zu dem Momente steigern, wo Innen- und Aussendruck einander gleich sind und die Wandspannung daher ganz aufgehoben ist. Der Unterschied im Niveau des Flüssigkeitsspiegels in der Röhre und in dem äusseren Gefässe giebt dann in jedem Augenblick ein Maass ab für die Grösse der jeweiligen Wandspannung.

Die folgenden Zahlen mögen als Beispiel für die Veränderungen

der Pulszahl bei Veränderung der Wandspannung unter diesen Umständen dienen:

Druckhöhe (Niveaudifferenz in der Canüle und im Aussengefässe)	Schlagzahl in der Minute
30 mm	50
15 „	36
8 „	21
5 „	11
2 „	0
30 „	50

Auch am Ureter des Kaninchens konnte Luchsinger (38) den Einfluss der Wandspannung auf die an diesem glattmuskeligen Organ zu beobachtenden Contractionserscheinungen nachweisen, so dass es, wenn man alle mitgetheilten Thatsachen überblickt, keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass eine vermehrte Spannung nicht nur bei quergestreiften Stammesmuskeln, sondern in fast noch höherem Grade beim Herzen und bei glatten Muskeln die Leistungsfähigkeit zu steigern vermag, was sich in diesem Falle nicht nur in einer Vergrösserung der Einzelcontractionen, sondern auch in der Auslösung beziehungsweise Beschleunigung rhythmisch wiederholter Contractionen äussert; die vermehrte (Wand-)Spannung vermag also nicht nur erregbarkeitssteigernd, sondern auch direct als auslösender Reiz zu wirken. Heidenhain hat beim quergestreiften Stammesmuskel gezeigt, dass dabei nicht nur die mechanische Arbeitsleistung (die ja von der Contractionsgrösse oder Zuckungshöhe wesentlich mit bedingt wird) gesteigert, sondern überhaupt ein grösserer Theil der im Muskel aufgespeicherten potentiellen Energie verbraucht, d. h. ein grösserer Theil der chemischen Spannkräfte umgesetzt wird, und neuere Erfahrungen haben dies durchaus bestätigt. Wenn dies aber bei einer und derselben Stärke eines bestimmten Reizes geschieht, so muss die Ursache dafür in einem veränderten Zustand des Muskels selbst liegen, der eben als eine Erregbarkeitssteigerung bezeichnet wurde. Wenn man nun sieht, dass eine über ein gewisses Maass gehende Dehnung oder Spannung auf den Herzmuskel an sich als dauernder Reiz wirken kann, indem dadurch ohne Hinzukommen eines andern Reizes lange Reihen von rhythmischen Contractionen ausgelöst werden, während es in andern Fällen noch eines äusseren Anstosses hierzu bedarf, eines neuen Reizes, der aber an sich ohne die gleichzeitige Dehnung des Muskels nicht genügt haben würde, so erscheint es berechtigt, die Erregbarkeitssteigerung, von der man im letzteren Falle gewöhnlich spricht, auf das Vorhandensein eines dauernden Erregungszustandes zu beziehen, der, durch den Dehnungsreiz bedingt, an sich nicht ausreicht, um sichtbare Reizerfolge zu bewirken. Von diesem Gesichtspunkte aus würde daher der Zustand der Erregbarkeitssteigerung einer lebendigen Substanz sich unter Umständen nur graduell von dem der Erregung unterscheiden. Wir werden später noch zahlreiche andere Thatsachen kennen lernen, welche zu Gunsten dieser Auffassung sprechen.

Wird ein Muskel so stark belastet, dass er das anhängende Gewicht nicht mehr zu heben vermag, so treten auch bei stärkster

Erregung zwar keinerlei äusserlich sichtbare Veränderungen auf, gleichwohl ändern sich aber die Eigenschaften eines solchen Muskels ganz wesentlich.

Vor Allem ist die elastische Zugkraft (Spannung) des erregten Muskels bei seiner anfänglichen Länge (d. h. der Länge im unerregten Zustande) wesentlich grösser als im Ruhezustande, denn die wirkliche Zusammenziehung tritt ja eben erst als Folge dieses veränderten Zustandes ein, indem dabei die angehängte Last von der durch die Erregung gesteigerten elastischen Kraft überwunden wird. Man kann nun nach dem Vorgange Fick's einen Muskel verhindern, seine Länge erheblich zu ändern und zugleich seine jeweilige Spannung durch ein sichtbares Zeichen erkennbar machen. Dies lässt sich am einfachsten in der Weise erreichen, dass man den Muskel an dem sehr kurzen Arm eines zweiarmigen Hebels angreifen lässt, dessen anderer längerer Arm durch eine elastische Feder in seiner Bewegung beschränkt ist. Verlängert man diesen letzteren über den Angriffspunkt der Feder hinaus und lässt man ihn vermittelst einer Schreibspitze seine Lageveränderungen an einer bewegten Schreibfläche verzeichen, so erhält man bei fast gänzlich ausgeschlossener Gestaltveränderung des Muskels eine Curve, welche im wesentlichen das Wachsen und Wiederabnehmen der Spannung während der Zuckungszeit bei annähernd constanter Länge des Muskels darstellt (Fig. 41 und Fig. 42).

Fig. 41. Isometrisches Verfahren. (Nach Gad.)

Fig. 42. *a* Isotonische Zuckungscurve; *b* Isometrische Zuckungscurve.

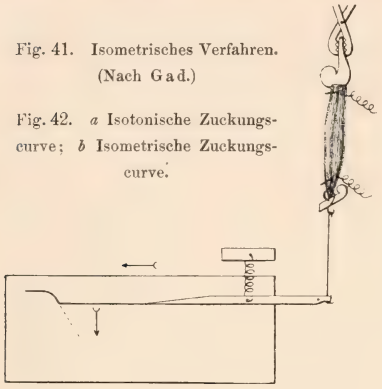


Fig. 41.

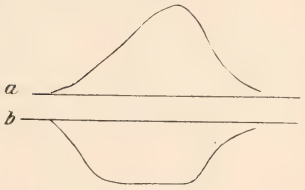


Fig. 42.

Eine solche Curve bezeichnet man nach Fick als eine „isometrische" Zuckungscurve, weil sie bei gleichbleibendem Längenmaass des Muskels gezeichnet ist, während bei dem gewöhnlichen „isotonischen" Verfahren umgekehrt die Spannung annähernd constant bleibt, während der Muskel sich frei verkürzt. Es ist natürlich unmöglich, eine absolut isometrische Muskelzuckung graphisch zu verzeichnen; denn soll überhaupt ein Schreibhebel bewegt werden und dadurch als Index der zu- und abnehmenden Spannung dienen, so darf der Muskel nicht vollkommen unbeweglich zwischen zwei Punkten ausgespannt sein, wie es für absolut mathematisch genaue Isometrie

erforderlich sein würde. „Die Gegenkraft gegen die Spannung muss vielmehr von einem beweglichen Körper ausgeübt werden, welcher dann eben nach Maassgabe der Spannungsgrösse einen zeichnenden Stift mehr oder weniger weit führt" (Fick 39). Doch ist dies bei dem Fick'schen Spannungszeiger nur in so geringem Maasse der Fall, dass bei den höchsten in Betracht kommenden Spannungswerthen die Verkürzung des Muskels nur einen Bruchtheil eines Millimeters beträgt. Die Spannungswerthe, welche ein Muskel während seiner Zuckung erreicht, sind unter Umständen sehr beträchtliche. Vergleicht man isotonische mit isometrischen, unter sonst gleichen Verhältnissen gezeichneten Curven desselben Muskels, so findet man stets, dass der Gipfel der letzteren dem Anfangspunkt viel näher liegt, als der Gipfel der isotonischen, d. h. mit anderen Worten, bei gleichbleibender Länge erreicht der Muskel das Maximum seiner Spannung viel früher, als er bei gleichbleibender Spannung das Maximum der Verkürzung erreicht (Fig. 42).

IV. Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der Muskelcontraction.

Als das wesentlichste Merkmal, durch welches sich eine lebendige Substanz von einer todten unterscheidet, muss zweifellos ihr Stoffwechsel gelten, d. h. die chemischen Vorgänge im Innern der Substanz, bei welchen einerseits gewisse Stoffe entstehen, welche schliesslich als für den Organismus unbrauchbar zur Ausscheidung gelangen, während andererseits Nährstoffe aufgenommen und assimilirt werden. Den ersteren Vorgang wollen wir mit Hering „Dissimilirung", den letzteren „Assimilirung" nennen. Die weiteren Ausführungen Hering's über diese beiden fundamentalen Stoffwechselprocesse sind nun für alle folgenden Erörterungen von so grosser Bedeutung, dass eine ausführlichere Darlegung durchaus erforderlich ist, wobei ich mich am Besten an Hering's eigene Worte halte (40).

„Assimilirung und Dissimilirung haben wir uns als zwei innig in einander verflochtene Processe zu denken, welche den, seinem eigentlichen Wesen nach unbekannten Stoffwechsel der lebenden Substanz ausmachen und in allen kleinsten Theilen der letzteren zugleich stattfinden, daher diese Substanz nichts Stetiges oder Ruhendes, sondern ein immer mehr oder minder innerlich Bewegtes darstellt." „Es ist im Wesen der lebendigen Substanz begründet und ihr ureigenes Vermögen, zu assimiliren und zu dissimiliren; und sie thut dies, sofern nur die Lebensbedingungen für sie gegeben sind, auch ohne die Mithülfe besonderer äusserer Reize." Insoweit die Substanz gänzlich unbeeinflusst ist von den nur gelegentlich wirkenden äusseren Reizen, bezeichnet Hering ihre Assimilirung (A.) und Dissimilirung (D.) als „autonome".

„Solange nun diese autonome D. und A. in ganz gleichem Maasse stattfinden, kann sich am Zustande der Substanz nichts ändern, und sie bleibt daher qualitativ und quantitativ dieselbe." Diesen Zustand vollkommenen Gleichgewichtes zwischen autonomer D. und A. bezeichnet Hering als den des „autonomen Gleichgewichtes".

„Aus diesem Zustand wird die Substanz herausgebracht, wenn ein Reiz sie zu stärkerer Dissimilirung veranlasst, welcher letzteren

nun nicht mehr eine gleich starke A. das Gleichgewicht hält. Die D. ist jetzt nicht mehr eine ausschliesslich autonome, sondern eine gleichsam durch fremde Mitwirkung verstärkte und soll zum Unterschiede von der rein autonomen als allonome D. bezeichnet werden. Durch die jetzt stärkere Bildung von D.-Produkten und den entsprechenden Verlust von Elementen, welche zuvor der Substanz selbst angehörten und in ihren chemischen Bau eingefügt waren, wird die Substanz innerlich verändert, um so mehr je stärker der Reiz ist und je länger er wirkt. Wir finden daher die Substanz nach Schluss der Reizung quantitativ und qualitativ verändert."

Fasst man den Process der D. als eine Leistung der lebenden Substanz auf, so müsste man sie jetzt als minder leistungsfähig bezeichnen. Wir wollen in Hinblick darauf, dass die Substanz nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ geändert ist, ihre Beschaffenheit nach Einwirkung eines D.-Reizes im Vergleich zu der früheren mit Hering als eine „unterwerthige" bezeichnen; es geht daraus hervor, dass, sobald die Wirkung eines D.-Reizes begonnen hat, auch schon die Unterwerthigkeit der Substanz sich zu entwickeln beginnt, um mehr und mehr zuzunehmen, je länger die Reizung andauert. In demselben Maasse mindert sich aber auch die D.-Disposition der Substanz.

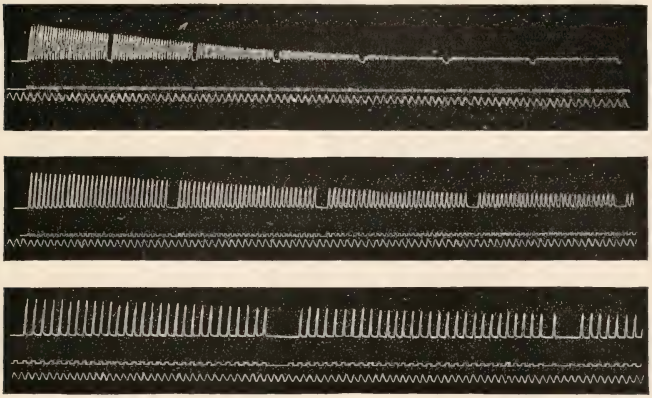
Dies bedeutet aber zugleich, dass die Erregbarkeit gegenüber dem fortwirkenden D.-Reize entsprechend abnimmt oder, wie man es gewöhnlich auszudrücken pflegt, dass die Substanz ermüdet. Diese zweifellos vorhandene Wirkung jedes D.-Reizes kann in ihrem physiologischen Effect noch unterstützt werden durch eine, über eine gewisse Grenze hinausgehende Anhäufung von Zersetzungs- oder Dissimilationsprodukten, die in manchen Fällen nachweislich hindernd auf die Funktionen der lebenden Substanz wirken.

Die Erscheinungen und Gesetze der „Ermüdung" sind an ausgeschnittenen oder in situ befindlichen Kaltblütermuskeln eingehender zuerst von Kronecker (41) und Tiegel (24) am Warmblüter von Rossbach (24) und neuerdings am Menschen von Mosso (42) untersucht worden, wobei sich eine Reihe von Thatsachen ergeben haben, die wenigstens zum Theil im Folgenden zu besprechen sind.

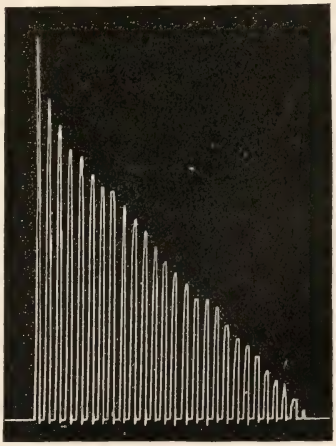
Experimentell giebt sich die Ermüdung eines Muskels zu erkennen durch die grössere Reizstärke, welche nötig ist, um gleiche Arbeitsleistung, beziehungsweise gleiche Hubhöhe bei der Contraction zu erreichen, wie im unermüdeten Zustande oder umgekehrt durch die Abnahme der Hubhöhe (beziehungsweise Arbeitsleistung) bei gleichbleibender Reizstärke. Reizt man einen Muskel rhythmisch, in gleichen Intervallen, bei gleichbleibender maximaler Reizgrösse und Belastung mit einzelnen Inductionsschlägen, so bemerkt man zweierlei Veränderungen der Zuckungscurven, indem sich einerseits die Höhe und andererseits die Dauer derselben ändert.

Für Froschmuskeln fand Kronecker, dass die Hubhöhe von Zuckung zu Zuckung stetig abnimmt, und zwar um einen gleichen Bruchtheil der Verkürzung. Die Ermüdungscurve, d. h. die obere Verbindungslinie der einzelnen Zuckungsstriche, die in gleichen Abständen von einander auf einer ruhenden Schreibfläche aufgezeichnet werden, ist somit in diesem Falle bei directer Reizung des Muskels eine gerade Linie (Fig. 43 *A* und *B*).

Der ausgeschnittene Muskel ist nach einer gewissen Zahl von Zuckungen bis zur Erschöpfung ermüdet. Genau das gleiche Verhalten zeigt nach Tiegel der curarisirte blutlose Froschmuskel auch



A



B

Fig. 43. *A* Zuckungen eines blutdurchströmten, unvergifteten Froschgastrocnemius. Zeigt die schnellere Ermüdung bei grösserer Reizfrequenz. Stimmgabel: $^1/_{10}$ Sekunde. (Nach Engelmann.) *B* Reihe von Contractionen der Fingerbeugemuskeln bei künstlicher Reizung. Die Last (1 Kilogramm) wurde bis zur Erschöpfung gehoben. (Nach Mosso.)

bei rhythmischer Reizung mit untermaximalen Inductionsströmen. Eine Ausnahme von der Regel, dass die oberen Endpunkte der in gleichen Abständen gezeichneten Zuckungshöhen in einer geraden Linie liegen, bilden nur die ersten (20—30) Zuckungen einer Reihe, bei welchen die Curve in Folge des schon früher erwähnten Ver-

haltens statt abzufallen, treppenförmig ansteigt. Dies Ansteigen kann sich besonders bei Reizung curarisirter, blutdurchströmter Muskeln über mehrere hundert Zuckungen erstrecken, worauf über tausend Zuckungen genau gleich gross bleiben können, um dann erst langsam, aber continuirlich abzusinken (Tiegel). Es erfolgt also, wie von vornherein zu erwarten war, die Ermüdung des blutdurchströmten, normal ernährten Muskels viel langsamer als die des ausgeschnittenen, blutlosen Präparates, und die Periode des treppenförmigen Ansteigens der Zuckungshöhen ist letzterenfalls viel kürzer als im ersten Falle. Bemerkenswerth ist es, dass nach Tiegel (l. c. p. 18) die Ermüdungscurve (d. i. Gerade) für untermaximale Reize schneller zur Abscisse absinkt, d. h. mit derselben einen grösseren Winkel bildet, als die für den maximalen Reiz, dass also der Muskel für den untermaximalen Reiz rascher ermüdet als für den maximalen, vorausgesetzt, dass beide Reize in kurzen Intervallen regelmässig mit einander abwechseln. Hat ein Muskel bei maximaler oder untermaximaler Reizung eine Reihe von Zuckungen ausgeführt und geht man nun zu einem schwächeren Reiz über, um unmittelbar nachher (nach etwa zwanzig oder mehr Zuckungen) wieder zur ursprünglichen Reizstärke zurückzukehren, so sind, wie Tiegel fand, immer die ersten Zuckungen der letzten Reihe höher als die letzten der ersten Reihe. Es findet also, wie es scheint, während untermaximaler Reizung für jeden stärkeren (maximalen oder untermaximalen) Reiz Erholung statt. Die Zuckungshöhen nehmen ferner um so rascher ab, je kleiner die Reizintervalle werden (Fig. 43 *A*), und es gilt auch dieses Gesetz sowohl für maximale wie untermaximale Reize des curarisirten Muskels. Für den blutdurchströmten, normal ernährten Muskel lässt sich stets ein Intervall zwischen je zwei Reizen finden, bei welchem die Zuckungshöhen auch nach noch so lange fortgesetzter Reizung nicht abnehmen und Ermüdung daher nicht eintritt (z. B. das schlagende Herz). Man wird dann im Sinne der obigen Erörterungen annehmen dürfen, dass während jeder Reizpause die durch jeden D.-Reiz bewirkte, absteigende Aenderung der Muskelsubstanz durch den A.-Process vollständig wieder ausgeglichen wird. Dass es anderenfalls (bei grösserer Reizfrequenz) zu einer allmählich fortschreitenden Ermüdung und Abnahme der Zuckungshöhe kommen muss, ist leicht verständlich. Schwierigkeiten bietet dem Verständniss nur das anfängliche treppenförmige Wachsen der Zuckungshöhen, besonders am ausgeschnittenen, blutlosen Muskel, ja es scheint diese Thatsache geradezu im Widerspruch mit den früher entwickelten Anschauungen zu stehen. Es ist klar, dass wir zu einem richtigen Verständniss dieser Erscheinungen nur dann gelangen können, wenn die die D.-Processe stets begleitenden A.-Processe mehr als es bisher in der Physiologie üblich war, mit berücksichtigt werden. In zahllosen Fällen können wir beobachten, dass eine lebende Substanz, wenn sie durch einen D.-Reiz „absteigend“ verändert wurde, d. h. „unterwerthig“ geworden ist, aus diesem Zustande in den früheren „mittelwerthigen“ Zustand des autonomen Gleichgewichtes zurückstrebt, und zwar scheint diese durch Ueberwiegen von A. über D. bedingte „Erholung“ der Substanz mit um so grösserer Energie sich zu vollziehen, je stärker die durch die vorausgehende Reizung bedingte absteigende Veränderung war. Man darf vielleicht die oben erwähnte Thatsache, dass ein Muskel bei maximaler, rhythmischer Reizung langsamer ermüdet als bei unter-

maximaler, hierauf beziehen. Jedenfalls ändert sich nach Aufhören eines D.-Reizes die lebende Substanz aus eigener Kraft im umgekehrten Sinne, wie während der Wirkung des Reizes, d. h. „aufsteigend". Die „Erholung" einer durch Reizung „ermüdeten" lebenden Substanz ist stets eine „autonome aufsteigende Aenderung", durch welche die Substanz ihre Unterwerthigkeit beseitigt und zur Mittelwerthigkeit zurückkehrt.

Es scheint nun, dass unter günstigen Bedingungen die durch einen D.-Reiz bewirkte absteigende Aenderung der Substanz eine so energische aufsteigende Aenderung zur Folge hat, dass durch die lebhaft gesteigerten A.-Processe nicht nur die ursprüngliche Mittelwerthigkeit, sondern ein Zustand der „Ueberwerthigkeit" herbeigeführt wird, der sich natürlich seinerseits durch eine gesteigerte D.-Erregbarkeit verrathen wird. Bei rhythmischer Reizfolge wird es sich in solchem Falle dann nicht darum handeln, dass die lebende Substanz, wie etwa der Herzmuskel, um den Zustand des Gleichgewichtes zwischen D. und A. in regelmässigem Wechsel absteigender und aufsteigender Aenderung hin- und herschwankt, wobei in der Zeit der aufsteigenden Aenderung die vorhergegangene absteigende Aenderung wieder vollständig ausgeglichen wird, auch nicht um eine absteigende Veränderung der Werthigkeit der Substanz („Ermüdung"), sondern im Gegentheil um eine aufsteigende Aenderung, die sich in einer Steigerung der Leistungsfähigkeit und einer Zunahme der Zuckungshöhen des Muskels äussern muss. Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich alle über das treppenförmige Ansteigen der Zuckungshöhen früher mitgetheilten Thatsachen in befriedigender Weise, und wir erblicken in denselben lediglich den Ausdruck eines allgemeinen Gesetzes, demzufolge nicht nur die physiologische Leistungsfähigkeit eines Organes (und speciell der Muskeln), sondern auch dessen von der Ernährung in erster Linie abhängige morphologische Entwicklung in auffallendster Weise durch eine regelmässige Thätigkeit gefördert wird (Einfluss der Uebung). Der Schwund von Muskeln, welche längere Zeit innerhalb des Körpers aus irgend welchem Grunde unthätig waren, die beträchtliche Vergrösserung derselben bei lebhafter Thätigkeit, beweisen zur Genüge den günstigen Einfluss der Thätigkeit des Muskels auf seine Ernährung. Dieser letztere wird wesentlich unterstützt durch die bei Wirbelthiermuskeln beobachtete Regulirung der Zufuhr arteriellen Blutes, wodurch natürlich auch der Gang der Ermüdungserscheinungen mehr oder weniger beeinflusst werden muss. Nachdem Ludwig und Sczelkow schon 1861 beobachtet hatten, dass die Gefässe der Muskeln sich bei der Contraction erweitern, so dass das Blut mit grösserer Geschwindigkeit hindurchfliesst, fand Tiegel (l. c. p. 81) dieselbe Erscheinung auch bei directer Reizung curarisirter Froschmuskeln. Solche in regelmässigen Intervallen mit maximalen oder untermaximalen Reizen (Inductionsströmen) behandelte Muskeln röthen sich in Folge der Reizungen mehr und mehr, und es kann dies selbst bis zu Extravasatbildung gehen. Die lange Dauer des treppenförmigen Ansteigens der Zuckungshöhen unter diesen Umständen wird sicher zum Theil auf diese Hyperämie zurückzuführen sein; dass diese letztere aber nicht allein Ursache der „Treppe" ist, wurde bereits oben erwähnt und ergiebt sich unmittelbar aus dem Auftreten derselben an blutlosen Präparaten.

In Folge der Ermüdung ändert sich, wie erwähnt, nicht nur die

Höhe der Zuckungscurve in der beschriebenen Weise, sondern auch deren zeitlicher Verlauf, indem dieselbe bei fortschreitender Ermüdung immer gedehnter wird. Diese im Verlaufe einer längeren Zuckungsreihe allmählich zunehmende Verzögerung des Zuckungsablaufes, die sich insbesondere durch eine beträchtliche Verlangsamung der Phase der Wiederverlängerung des Muskels äussert, kann schliesslich einen so hohen Grad erreichen, dass der Muskel selbst bei längeren Reizintervallen von mehreren Sekunden nicht Zeit findet, bis zum Beginn der folgenden Zuckung sich wieder auf seine ursprüngliche Länge auszudehnen, so dass die Fusspunkte der einzelnen Zuckungscurven sich höher und höher über die Abscissenaxe erheben müssen. Funke(43) beobachtete Fälle, wo das Myogramm in späteren Ermüdungsstadien trotz Reizintervallen von mehreren Sekunden einer stetigen Tetanuscurve ähnlich sah. Aber nicht nur die mehr oder weniger grosse Streckung ist es, durch welche sich die Zuckungscurven des ermüdeten Muskels auszeichnen, sondern es wird auch deren Form und besonders die des absteigenden Theiles modificirt. Man kann diese Veränderung mit Funke im Allgemeinen dahin definiren, dass der absteigende Ast der Curve mehr und mehr den Charakter einer freien Fallcurve einbüsst, indem durch die Ermüdung erzeugte und mit ihr sich steigernde Widerstände die Verlängerung des Muskels durch das gehobene Gewicht oder seine Schwere mehr und mehr und in immer früheren Stadien verzögere. Der Muskel gleicht zuletzt, wie Funke sich treffend ausdrückt, einer zähen, teigartigen Masse, die mit äusserster Trägheit dem Zuge folgt, welcher sie zur ursprünglichen Form zurückzubringen strebt. Der aufsteigende Ast der Curve büsst dagegen auch bei der bis zur Erschöpfung fortgesetzten Ermüdung nur wenig an Steilheit ein. Je kürzer die Intervalle zwischen den einzelnen Zuckungen sind, desto rascher tritt nicht nur die Verminderung der Contractionsgrösse, sondern auch die geschilderte Streckung und Formänderung der Curven hervor. In einzelnen Fällen zeigt sich auch das Stadium der Erschlaffung sonst normaler, nicht ermüdeter, quergestreifter Muskeln auffallend verlängert, so dass, wie zuerst Kronecker(44) beschrieb und später Tiegel näher untersuchte (45) die Muskeln während längerer Ruhepausen (bis 10 Sekunden) zwischen rhythmisch sich folgenden, einfachen Inductionsreizen zuweilen ziemlich beträchtlich verkürzt bleiben. Dass diese Erscheinung, welche Tiegel als „Contractur" bezeichnete, mit einer etwaigen Ermüdung nichts zu thun hat, ergiebt sich einfach schon daraus, dass sie mit der ferneren Function des Muskels nicht zu-, sondern abnimmt. Während dieses Zustandes, der sich, wie Tiegel fand, nur bei directer Muskelreizung entwickelt, ist die Erregbarkeit des Muskels für den normalen Reiz vom Nerven aus minimal, während die Contractur der Höhe der Zuckung entsprechen kann. In besonders hohem Grade scheinen die Muskeln von Frühlingsfröschen zur Contractur zu neigen, die dann auch bei noch erhaltener Blutcirculation eintritt, und zwar um so stärker, je intensiver die Reizung war (vgl. auch Mosso l. c.).

Auf den Gang und Verlauf der Ermüdungserscheinungen werden natürlich alle jene Momente von grösstem Einfluss sein müssen, von welchen überhaupt die Assimilation bezw. Dissimilation der Muskelsubstanz abhängt. Hier ist in erster Linie der ursprüngliche physiologische Zustand des Muskels zu berücksichtigen, in

welchem er die Ermüdungsarbeit beginnt, der in so weiten Grenzen schwankende Grad seiner „Leistungsfähigkeit“ und „Erregbarkeit“ während des normalen Zusammenhanges mit dem Organismus oder nach der Trennung von diesem. Die Erfahrung lehrt, dass jeder ausgeschnittene und daher den normalen Ernährungsbedingungen entzogene Muskel früher oder später seine Erregbarkeit einbüsst und abstirbt. Wann dies geschieht, ist allerdings bei verschiedenen Thieren ausserordentlich verschieden, und wechselt auch bei Muskeln von einem und demselben Thier sehr mit den äusseren Umständen. Jedenfalls müssen wir uns vorstellen, dass von dem Momente der Trennung vom Organismus an der Zustand des autonomen Gleichgewichtes der Muskelsubstanz dauernd gestört bleibt, indem in Folge der minder günstigen Assimilirungsbedingungen bei fortdauernder Dissimilation eine immer mehr zunehmende autonome, absteigende Aenderung eintritt, deren Ausdruck eben die verminderte Erregbarkeit ist. Im Allgemeinen gilt die Regel, dass in Folge der geringeren Intensität der Stoffwechselprocesse die Muskeln der Kaltblüter länger ihre Erregbarkeit bewahren als die Muskeln der Warmblüter; indessen ist dies keineswegs ein durchgreifendes Gesetz. Speciell scheinen die Muskeln der Fische sehr rasch nach ihrer Trennung vom Organismus die Erregbarkeit einzubüssen (46). Der Ausdruck „Kaltblüter“ schliesst ferner die Wirbellosen in sich, von denen manche (z. B. Insecten) sehr rasch absterbende Muskeln besitzen. Es ist bemerkenswerth, dass auch nicht alle Muskeln desselben Thieres gleich schnell absterben und ihre Erregbarkeit verlieren. Wenn dem Sarkoplasma wirklich eine nutritive Funktion zukommt, wie dies schon oben als wahrscheinlich bezeichnet wurde, so darf man erwarten, dass die sarkoplasmareichen, trüben Muskeln im Allgemeinen später ermüden und schliesslich absterben werden, als die sarkoplasmaarmen, hellen Muskeln. Dies scheint nach Grützner's Untersuchungen thatsächlich der Fall zu sein. Schon Ranvier beobachtete an dem aus weissen (hellen) und rothen (trüben) Fasern gemischten Triceps humeri des Kaninchens, dass derselbe sich Anfangs in Folge der leichteren Erregbarkeit der weissen Fasern wie ein weisser Muskel verhält; ermüdet man ihn aber durch länger anhaltende Reizung, so zuckt er wie ein rother, weil die weissen Antheile erschöpft, die rothen aber noch leistungsfähig sind. Diese Verschiedenheit prägt sich auch sehr deutlich in dem Umstande aus, dass nach den Untersuchungen von Bierfreund(47) die weissen Muskeln viel früher der Todtenstarre verfallen als die rothen. Unter sonst gleichen Verhältnissen erstarren die ersteren 1—3 Stunden, die letzteren erst 11—15 Stunden nach dem Tode. Zu einer Zeit, wo die Starre der blassen Muskeln schon völlig wieder gelöst ist (10—14 Stunden nach dem Tode), haben die rothen Muskeln die ihrige noch lange nicht vollendet.

Hierher gehören endlich auch die Beobachtungen von Rollett(48) an den in Bezug auf ihren Zuckungsverlauf so sehr verschiedenen Muskeln von Dyticus und Hydrophilus. Der frische Dyticusmuskel ist dem frischen Hydrophilusmuskel in Bezug auf Schnelligkeit und Energie der Einzelzuckung weit überlegen, verliert aber durch fortgesetzte Thätigkeit rasch die Energie seiner Zuckungen, und zwar diese in viel höherem Grade als die Schnelligkeit derselben. Aber auch die letztere nimmt deutlich ab. Der träger zuckende Hydrophilus-

muskel bewahrt dagegen auch nach lange fortgesetzter Thätigkeit die Energie seiner Zuckungen noch in relativ hohem Grade; dagegen werden dieselben im Verlauf der Ermüdung immer gedehnter, so dass ihre Dauer schliesslich über 20 Mal grösser sein kann, als die Zuckungsdauer frischer Muskeln.

Wie früher bemerkt wurde, zeichnen sich besonders die Muskelfasern des Herzens durch ihren Reichthum an Sarkoplasma aus, und es dürfte damit wohl zusammenhängen, dass gerade hier in vielen Fällen ein ausserordentlich langes Ueberleben beobachtet wurde. So sah Panum rudimentäre Herzpulsationen beim Kaninchen bis $15^1/_2$ Stunden, Vulpian bei der Maus bis 46, ja beim Hunde bis 96 Stunden nach dem Tode(!). Einzelne Muskelfasern des Herzfleisches von Säugethieren in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, zeigen oft noch am anderen Tage nach dem Tode deutlich rhythmische Pulsationen (Sigm. Mayer).

In allen den erwähnten Fällen übt den grössten Einfluss auf die Gesammtdauer des Ueberlebens oder auf die Steilheit des Erregbarkeitsabfalles die Temperatur, und zwar sowohl die des isolirten Muskels wie die des lebenden Thieres vor dem Tode. Es ist dies begreiflich, wenn man die grosse Bedeutung der Temperatur für die Intensität aller Stoffwechselprocesse und insbesondere auch der „autonomen Dissimilation" berücksichtigt. Man wird daher von vorne herein erwarten dürfen, dass das Absterben und die daran sich knüpfende Erregbarkeitsabnahme bei höherer Temperatur im Allgemeinen rascher erfolgt, als bei niederer. Beim Kaltblüter ist dieser Temperatureinfluss absolut bedeutender als beim Warmblüter.

Du Bois Reymond fand Gastrocnemius- und Triceps-Exemplare vom Frosch bei 0^0 C. noch 10 Tage nach dem Ausschneiden erregbar, während an heissen Sommertagen bekanntlich die Erregbarkeit schon früher als nach 24 Stunden und bei mittlerer Temperatur etwa am dritten Tage verschwunden ist. Für die Stammesmuskeln der Warmblüter fehlen in dieser Hinsicht genügende Erfahrungen. Dagegen liegen bei Säugethieren interessante Beobachtungen vor über den das Absterben ausserordentlich verzögernden Einfluss vorhergehender langsamer Abkühlung (künstliches Kaltblütigmachen), die man entweder durch hohe Rückenmarksdurchschneidung (Bernard) oder durch Berieselung des Bauchfelles mit kalter Kochsalzlösung erzielen kann. An Kaninchen, die so in 6—10 Stunden auf 20^0 C. abgekühlt wurden, erhält sich die directe Muskelerregbarkeit 6—8 Stunden nach dem Tode (Israël 49).

Es kann nicht bezweifelt werden, dass die eigentliche Ursache des Absterbens ausgeschnittener Muskeln in dem Aufhören des Säftestromes und speciell der Blutcirculation zu suchen ist, indem Unterbrechung des Kreislaufes in einem Muskel oder in einer Muskelgruppe auch am lebenden Thier in kurzer Zeit zu einer Lähmung und schliesslichen Erstarrung führt. An Kaltblütern gelingt der Versuch allerdings nur in ziemlich unvollkommener Weise, da die Muskeln derselben, z. B. der Amphibien, zwar auch von der Erhaltung der Circulation abhängig sind, aber doch erst verhältnissmässig spät die Folgen der Anämisirung deutlich erkennen lassen (Kühne 50). Ist es doch bekannt, dass die Muskeln von Fröschen noch tagelang erregbar bleiben, wenn alles Blut durch Ausspritzen der Gefässe mit 0,6 % Kochsalzlösung vorher entfernt wurde (Salzfrösche). Um so

empfindlicher erweisen sich dagegen die quergestreiften Muskeln von Warmblütern, besonders der Vögel, die nach relativ kurzer Zeit ihre Erregbarkeit einbüssen und schliesslich erstarren (Schiffer 51), wenn die Blutcirculation völlig unterbrochen wird. Umgekehrt lässt sich die durch Anämisirung gesunkene oder ganz aufgehobene Erregbarkeit durch künstliche Durchströmung mit arteriellem Blut wieder herstellen, bezw. von vorne herein erhalten. Es gelingt dies noch um so später nach dem Aufhören der Erregbarkeit, je länger sich diese letztere überhaupt erhält (Brown-Sequard 46). In viel geringerem Grade ist die Erregbarkeit der glatten Muskeln der Warmblüter vom Kreislauf abhängig, und es verhalten sich dieselben in dieser Beziehung mehr wie die quergestreiften Muskeln der Kaltblüter.

Es scheint, dass man sich vielfach ungerechtfertigte Vorstellungen über die Raschheit des Absterbens glatter Warmblütermuskeln und deren Empfindlichkeit gegen Veränderungen ihres Stoffwechsels gebildet hat, die sich wohl aus der Erfahrung herleiten, dass die spontanen Bewegungen gewisser glattmuskeliger Organe (wie z. B. des Darmes) so rasch nach dem Tode erlöschen und mit ihnen zugleich auch die Empfindlichkeit für beliebige künstliche Reize. Allein es lässt sich leicht zeigen, dass dieser scheinbar dauernde Verlust der Erregbarkeit im Wesentlichen nur durch die Abkühlung bedingt wird und dass die Reizempfänglichkeit wieder hervortritt, wenn man die Temperatur künstlich steigert (Biedermann 52). Immerhin muss es überraschen, in wie hohem Grade die Muskelwand des ausgeschnittenen Säugethierdarmes die Fähigkeit des Ueberlebens besitzt, indem dieselbe unter Umständen länger als zwölf Stunden nach dem Tode des Thieres noch erregbar gefunden wird. Ebenso wird der Ureter vom Kaninchen oder Meerschweinchen, selbst wenn er lange Zeit in kalter physiologischer Kochsalzlösung aufbewahrt oder einem stundenlang vorher getödteten Thiere entnommen wurde und ohne weitere Vorbereitung keine Spur von Erregungserscheinungen zeigt, wieder vollkommen reizbar, wenn man ihn auf Körpertemperatur erwärmt (l. c. p. 387). Eine ähnliche Lebenszähigkeit zeigt nach Untersuchungen von Grünhagen und seinen Schülern der Sphynkter iridis von verschiedenen Säugethieren (53). Noch viel resistenter scheint nach Sertoli's Beobachtungen (54) der ebenfalls aus glatten Muskelzellen bestehende Afterruthenmuskel gewisser Säugethiere (Pferd, Esel und Hund) zu sein, dessen Erregbarkeit selbst bis zu sieben Tagen nach der Exstirpation andauert. Während des grössten Theiles dieser Zeit befand sich der Muskel in einer Temperatur von 5—8° C. und wurde nur zur Zeit der Versuche auf 30 bis 37° C. erwärmt. Bleibt die Temperatur andauernd hoch (39—40°), so erlischt die Erregbarkeit in kurzer Zeit.

Mit dieser grossen Resistenzfähigkeit gegenüber den Einflüssen der normalen Ernährung steht die hohe Ermüdbarkeit gewisser glatter Muskeln unter ganz normalen Verhältnissen in einem auffallenden Gegensatze. Engelmann (Pflüger's Arch. 2. Bd. p. 263 f.) wies nach, dass beim Ureter des Kaninchens schon nach jeder einmaligen Contraction sich der Einfluss der Ermüdung geltend macht, indem unmittelbar nach Ablauf einer solchen die mechanische Reizbarkeit gleich Null ist. Während der folgenden Ruhepause stellt sie sich allmählich wieder her. In einem noch warmen, frischen Ureter vom Kaninchen, in welchem das Blut normal cirkulirt, scheint schon nach wenigen

Sekunden die anfängliche Höhe der Erregbarkeit wieder erreicht zu sein. Bei der Ratte bedarf es hierzu unter denselben günstigen Bedingungen noch nicht einer Sekunde. In einem abgekühlten oder dem Blutkreislaufe entzogenen Ureter kehrt nach einer Contraction die Reizbarkeit viel langsamer (nach 5, 10 und mehr Sekunden) und nur unvollkommen zurück.

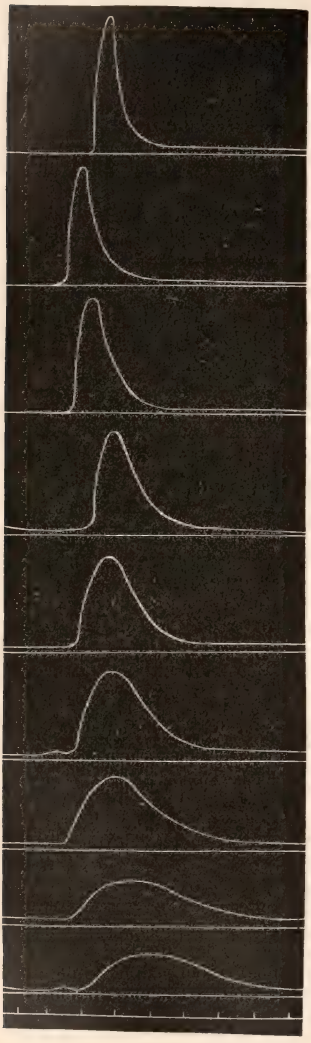


Fig. 44. Contractionen eines ausgeschnittenen Kaninchenherzens. (Nach Waller u. E. W. Reid.)

Aus den mitgetheilten Erfahrungen ergibt sich die Folgerung, dass ausgeschnittene Muskeln der Kaltblüter (wirbellose und poikilotherme Wirbelthiere) zwar im Allgemeinen langsamer ermüden und auch langsamer absterben als die der Warmblüter; doch gilt dies keineswegs als durchgreifende Regel, denn einerseits giebt es Muskeln kaltblütiger Thiere, welche selbst bei niederer Temperatur rasch ihre Erregbarkeit einbüssen (Fische, Insecten), während andererseits glatte Muskeln von Warmblütern bei niederer Temperatur ausserordentlich lange erregbar bleiben, auch wenn sie dem Kreislauf völlig entzogen sind.

Bei der durch Erregung bewirkten Muskelermüdung handelt es sich, wie gezeigt wurde, ganz ebenso um eine durch Ueberwiegen der D.-Processe über die A.-Vorgänge bedingte absteigende Aenderung der lebendigen Substanz wie bei dem allmählichen Absterben eines vom Organismus getrennten oder dem Kreislauf entzogenen Muskels. Es kann daher auch nicht überraschen, dass die Veränderungen, welche die Zuckungs- (bezw. Contractions-) Curve in beiden Fällen erleidet, in allen wesent-

lichen Punkten übereinstimmen. Abnahme der Contractionsgrösse (Zuckungshöhe) und Verlängerung (Streckung) der Curve treten im einen wie im anderen Falle als charakteristische Merkmale hervor. Sehr anschaulich macht sich dies bei Beobachtung der Pulsationen des herausgeschnittenen Säugethierherzens geltend (55), wobei allerdings auch der später zu erörternde Einfluss der sinkenden Temperatur eine ganz wesentliche Rolle spielt (Fig. 44).

Wenn der Zustand der Muskelermüdung auch in erster Linie auf ein Ueberwiegen der D.-Processe über die gleichzeitige A. zu beziehen sein wird, d. h. auf eine Verminderung des Vorrathes an zersetzbarem Materiale oder an chemischer Spannkraft, so kommt doch auch, wie insbesondere Ranke's Untersuchungen gezeigt haben, die Anhäufung von gewissen Zersetzungsproducten für die zu beobachtenden Erscheinungen wesentlich mit in Betracht (vgl. Ranke 56).

Eine irgend erheblichere Anhäufung der genannten D.-Producte des Muskels wird voraussichtlich nur im circulationslosen oder ausgeschnittenen Präparate erfolgen können und dürfte das raschere Eintreten der Ermüdung in diesem Falle wohl zum Theil mit darauf zu beziehen sein.

Die erholende Wirkung der Durchströmung mit (arteriellem) Blut kann aber wohl nur zum geringsten Theil auf der Entfernung der gebildeten D.-Produkte (CO_2, Milchsäure, KH_2PO_4 u. s. w.) beruhen, da in diesem Falle eine Durchspülung des Muskels mit einer indifferenten Flüssigkeit (physiologische Kochsalzlösung) denselben Effect haben müsste, wie Durchleitung von Blut, was keineswegs der Fall ist.

Es führt also zweifellos das Blut dem erschöpften oder absterbenden Muskel Stoffe zu, welche für die Wiederherstellung seiner Leistungsfähigkeit wesentlich erforderlich sind. In Bezug auf die nothwendige Qualität des Blutes kennen wir bestimmt nur den Einfluss weniger Bestandtheile, so vor Allem des Sauerstoffs, der ja für die Erhaltung der Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit jeder lebenden Substanz unerlässlich ist.

Die relativ grosse Masse eines ausgeschnittenen Kaltblütermuskels bringt es natürlich mit sich, dass derselbe einer physiologischen Wechselwirkung mit der Atmosphäre, die ja nur durch die Oberfläche vermittelt werden kann, nur in sehr geringem, kaum nachweisbarem Grade fähig ist, so dass das Vorhandensein oder Fehlen des freien Sauerstoffs in der Umgebung eines solchen Muskels, wenn überhaupt, nur einen sehr geringen Einfluss auf die Erhaltung oder Wiederherstellung der Erregbarkeit wird üben können. In der That fand Hermann (4 p. 132), dass Froschmuskeln in reinen indifferenten Gasen (N, H) und besonders im Vacuum ebenso lange und unter Umständen sogar länger erregbar bleiben, als in der Luft. Ganz anders ist es bei Durchströmung mit der Θ-haltigen Nährflüssigkeit. Hier findet zwischen dem das Innere des Muskels überall berührenden Blute und der Muskelsubstanz ein lebhafter respiratorischer Gasaustausch statt, und hier lässt sich auch mit Sicherheit der erregbarkeitserhaltende Einfluss des Θ constatiren. Dass venöses Blut nicht wie arterielles die Erregbarkeit des Muskels zu unterhalten vermag, war schon Bichat bekannt, und später zeigten Ludwig und Schmidt (57), dass künstliche Durchleitung Θ-freien Blutes durch Warmblütermuskeln diese ebenso schnell

absterben liess, als wenn gar keine Durchströmung stattfand; ja es schwindet, wenn ein Muskel von venösem Blut durchströmt wird, die Reizbarkeit unter Umständen sogar rascher, als wenn er ganz blutleer ist, was wohl hauptsächlich auf die direct schädigende Wirkung der CO_2 zurückzuführen sein dürfte. Analoge Versuche wurden mit gleichem Erfolge auch am ausgeschnittenen Froschherzen angestellt. Bei starker Luftverdünnung (unter der Luftpumpe) hören die spontanen Pulsationen nach etwa einer Stunde auf und der Muskel verliert auch seine Empfindlichkeit gegen künstliche (mechanische oder elektrische) Reize. Nach Zutritt von Luft beginnen die Pulsationen wieder. Cyon, Klug und Saltet (58) bewiesen die Abhängigkeit der Herzbewegung von der Anwesenheit des **O** am Froschherzen, indem **O**-haltiges Serum eingefüllt und dasselbe dann mit Serum vertauscht wurde, welches mit CO_2 gesättigt war; nur bei Anwesenheit von **O** waren regelmässige Pulsationen zu beobachten. Mangel an **O** macht demnach das Herz ganz ebenso scheintodt wie etwa Flimmerzellen oder einzellige Organismen. Da die spontanen Contractionen des Herzens bei den erwähnten Versuchen ganz allmählich bis zur Unmerklichkeit schwächer werden, und damit gleichzeitig auch eine ebenso stetige Abnahme der Empfindlichkeit für künstliche Reize Hand in Hand geht, so handelt es sich wohl hauptsächlich um eine Lähmung der Muskeln des Herzens durch **O**-Mangel.

Es ist natürlich nicht zu bezweifeln, dass auch noch andere vom Blute zugeführte Nährstoffe eine ähnliche Rolle spielen, wie der **O**; wie auch umgekehrt die Abfuhr anderer D.-Producte des Muskels, neben der der CO_2, für die Erhaltung der Erregbarkeit von Nöthen ist; experimentell ist aber bisher wenig darüber ermittelt worden. Für den Herzmuskel hat Martius (59) festgestellt, dass dem Serumalbumin in hohem Grade die Fähigkeit zukommt, die gesunkene Leistungsfähigkeit wieder zu heben. Wenn bei Durchspülung des spontan schlagenden oder künstlich gereizten Herzens mit 0,6 % Kochsalzlösung die Anfangs sehr kräftigen Pulsationen bis zur Unmerklichkeit herabgesunken sind, wenn dann schliesslich das Herz völlig still steht und selbst bei stärkster Reizung nicht die leiseste Bewegung zeigt, so kehrt nicht nur die Reizbarkeit, sondern sogar die automatische Thätigkeit wieder zurück, wenn Blut und Serum oder auch nur Serumalbumin enthaltende alkalische Kochsalzlösung durchgeleitet wird. Weder Pepton noch irgend ein anderer Eiweisskörper (Syntonin, Ovalbumin, Casein, Myosin) zeigten diese Wirkung. Der damit behandelte erschöpfte Herzmuskel blieb dann auch bei Anwendung der stärksten Reize vollkommen bewegungslos, während er in jedem Falle nach Füllung mit Blut oder Serum wieder zur Schlagfähigkeit oder spontanen Pulsation erwachte. Am quergestreiften Skeletmuskel wurden ähnliche Versuche bisher nicht angestellt.

V. Einfluss der Temperatur auf die Muskelcontraction.

Alle protoplasmatischen Gebilde werden in ihren Lebenserscheinungen ganz wesentlich von der jeweiligen Temperatur beeinflusst. Für jeden Organismus giebt es eine untere Grenze der Temperatur, bei welcher das Leben dauernd oder wenigstens zeitweise erlischt,

und eine obere, bei welcher hauptsächlich durch Gerinnung gewisser Eiweissstoffe so tiefgreifende Störungen der Structur herbeigeführt werden, dass eine Wiederherstellung der normalen Functionen ausgeschlossen scheint. Im Uebrigen wechseln die absoluten Werthe der betreffenden Temperaturen bei verschiedenen Plasmaarten ausserordentlich, und selbst wenn man von den „kochfesten" Bacterien absieht, sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, wo Bewegungserscheinungen plasmatischer Gebilde noch bei Temperaturen beobachtet wurden, die weit über 40° C. hinausgehen. Innerhalb des von dem Maximum und Minimum eingeschlossenen Gebietes der „manifesten Contractilität" darf es als Regel gelten, dass die Lebhaftigkeit der Bewegungen mit steigender Temperatur zunimmt. Dies gilt für amöboïdes bewegliches Plasma ebensowohl, wie für die Geissel- und Flimmerbewegung, und auch die verschiedenen Formen der Muskeln bilden hiervon keine Ausnahme. Während man sich aber bei den einfacheren Formen beweglichen Plasmas darauf beschränken muss, die untere und obere Grenze, sowie das „Optimum" der Temperatur

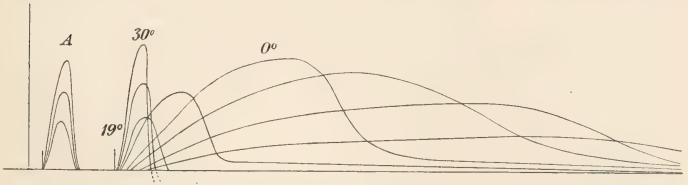


Fig. 45. Schematische Zusammenstellung isotonischer Zuckungscurven bei verschiedenen Temperaturen (— 5 bis + 42½° C.). (Nach J. Gad.)

zu bestimmen, bei welchem die spontanen Bewegungen bei scheinbar unbeschränkter Dauer die grösste Geschwindigkeit erreichen, bieten die Muskeln die Möglichkeit dar, in der Analyse der Erscheinungen noch einen Schritt weiter zu gehen.

Im Vorhergehenden wurde schon wiederholt des sehr eingreifenden Einflusses gedacht, welchen die Temperatur auf den Verlauf der Ermüdungs- und Absterbeerscheinungen der Muskeln besitzt, eine Wirkung, die sich durch Steigerung der D.-Processe bei erhöhter, durch Herabsetzung derselben bei niedriger Temperatur leicht erklärt. Damit gehen gewisse Veränderungen des zeitlichen Verlaufes, der Form und Grösse (Höhe) der Contraction Hand in Hand, welche insbesondere von Gad und Heymans neuerdings zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht wurden und als specifische Temperaturwirkungen betrachtet werden können (60). Wird ein curarisirter quergestreifter Skeletmuskel vom Frosch in geeigneter Weise abgekühlt und von Zeit zu Zeit durch je einen Inductionsschlag gereizt, so fällt vor Allem auf, dass die (isotonischen) Zuckungscurven um so gestreckter verlaufen, je niedriger die Temperatur ist. Wie namentlich die Vergleichung der beistehenden Curven (Fig. 45) ergiebt, ist dann insbesondere das Stadium der steigenden Energie sehr verlängert, und es nimmt die Steilheit des ansteigenden Astes bei annähernder Constanz der Steilheit des absteigenden fortdauernd ab. Doch bezieht sich diese Constanz

nur auf einen verschieden langen oberen Theil der Curve; die schliessliche Rückkehr zur Gleichgewichtslage findet mit Abnahme der Temperatur immer langsamer statt (Verkürzungsrückstand). Bemerkenswerth ist der Gegensatz zwischen der Wirkung der Kälte und der Ermüdung in Bezug auf den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung: Bei Abkühlung ist der absteigende Ast der Curve ebenso steil oder steiler als der aufsteigende, bei Ermüdung dagegen, die den Ablauf der Zuckung ebenfalls verlangsamt, nach Angabe aller Autoren minder steil.

Eine zweite sehr auffallende Erscheinung, die früheren Beobachtern ganz entgangen war, betrifft das innerhalb gewisser Grenzen der Abkühlung zu beobachtende Ansteigen der Zuckungshöhen. Die Hubhöhe zeigt ein absolutes Minimum in der Nähe des Gefrierpunktes (der Muskelsubstanz), wo bei der Reizung keine Längenänderung mehr zu beobachten ist; ein relatives Minimum hat die Hubhöhe bei etwa 19° C., von wo aus sie einerseits bis zu dem absoluten Maximum bei etwa 30° C. und zu dem relativen Maximum bei 0° C. steigt. Das Minimum der Zuckungsdauer fällt zusammen mit dem absoluten Maximum der Hubhöhe, sie wächst von da an mit sinkender Temperatur continuirlich bis zum Verschwinden der Zuckung. Wie die Zuckungsdauer verhält sich auch das Latenzstadium, indem es mit sinkender Temperatur continuirlich zunimmt. Es wurde schon erwähnt, dass ein absolutes Maximum der Zuckungshöhe bei etwa 30° C. erreicht wird; steigt die Temperatur noch höher, so nimmt die Erregbarkeit und damit die Hubhöhe mehr und mehr ab, während die Zuckungsdauer annähernd gleich bleibt (Fig. 45 *A*). Bei passender Geschwindigkeit der Erwärmung gelingt es, nachzuweisen, dass die Erregbarkeit des Muskels gegen den elektrischen Reiz fast vollkommen schwindet, ehe die Verkürzung durch Wärmestarre eintritt. Auf die einzelne Zuckung des Muskels bei isometrischem Verfahren hat die Temperatur natürlich einen ganz analogen Einfluss wie bei isotonischem Verfahren. Ein Unterschied macht sich nur geltend in Bezug auf die Form des Gipfels der Zuckungscurven. Alle isotonischen Curven sind auf ihrem Gipfel kuppenförmig, d. h. sobald das Maximum der Ordinaten erreicht ist, beginnt auch sofort die Wiederabnahme. In den isometrischen Curven dagegen tritt im Intervall zwischen Zimmertemperatur und Gefrierpunkt auf der Höhe der Zuckung ein Plateau auf, d. h. während kürzerer oder längerer Zeit bleibt das Maximum der Spannung, nachdem es erreicht ist, constant.

Der geschilderte auffallende Einfluss der Temperatur auf Höhe und Verlauf der Zuckungscurve quergestreifter Stammesmuskeln scheint darauf hinzuweisen, dass bei der Thätigkeit derselben zwei ihrer Natur nach verschiedene Processe ins Spiel kommen, die, einander entgegengesetzt, durch die absinkende Temperatur nicht in gleichem Maasse beeinflusst werden. Schon Fick nahm an, dass der Erschlaffung des gereizten Muskels ein besonderer (chemischer) Process zu Grunde liege, welcher von dem bei der Contraction vorhandenen durchaus verschieden und ihm entgegengesetzt sei. Die Ordinaten der Zuckungscurve würden demnach nicht der Intensität eines Processes proportional, sondern als Ausdruck der Resultirenden

zweier antagonistischer Processe anzusehen sein. Fick stellt sich vor, dass etwa der erste Process in der Bildung eines gewissen Stoffes (Spaltung von Zucker in Milchsäure), der zweite in der weiteren Zerstörung des gebildeten Productes (Verbrennung der Milchsäure zu H_2O und CO_2) bestehe. Die Säure würde eine theilweise Gerinnung des Inhaltes der Sarkolemmschläuche bedingen, welche durch Vernichtung der chemischen Ursache wieder beseitigt wird. Gad und mehrere seiner Schüler, sowie Schenk haben diesen Gedanken neuerdings noch weiter ausgeführt und insbesondere auch zur Erklärung der in Rede stehenden Erscheinungen angewendet (33). Ohne hierauf näher einzugehen, sei nur bemerkt, dass man naturgemäss auch auf Grund der von Hering entwickelten allgemeineren Vorstellungen zu ähnlichen Anschauungen gelangt und unter der Voraussetzung, dass Temperaturveränderung auf den einen der beiden Fundamentalprocesse des Stoffwechsels einen stärker herabsetzenden Einfluss ausübt, als auf den andern, alle beobachteten Wirkungen zu erklären vermag.

Für die Annahme, dass speciell der active „Erschlaffungsprocess" im Sinne Fick's mit Assimilationsvorgängen Hand in Hand geht, liesse sich vielleicht die Beobachtung von Fr. Schenk (61) verwerthen, dass die Erschlaffung um so langsamer erfolgt, je spärlicher die Reservestoffe im Muskel sind. Bei Vergleichung eines activ ermüdeten Muskels mit einem andern, dessen Erregbarkeit mittels Durchspülung mit Milchsäurelösung herabgesetzt war, ohne dass aber eine Verminderung des Gehaltes an Reservestoffen stattfand, zeigte sich, dass der letztere stets rascher erschlaffte, als der erstere. Jener verhält sich daher zu diesem ähnlich wie ein abgekühlter Muskel zu einem ermüdeten.

Für den quergestreiften Warmblütermuskel liegen ausführlichere Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf Grösse und Verlauf der Zuckung nicht vor, dagegen ist es für den Herzmuskel der Kalt- und Warmblüter lange bekannt, dass durch Abkühlung der zeitliche Verlauf der natürlichen, spontanen, wie auch der künstlich ausgelösten Contractionen sehr bedeutend verzögert wird, während das Umgekehrte bei Steigerung der Temperatur der Fall ist. Gleichsinnige Veränderungen erleidet dann auch das mechanische Latenzstadium, am auffallendsten wohl am ausgeschnittenen Warmblüterherzen (Waller 55). Während bei normaler Temperatur (38°—40°) die Contraction scheinbar im Momente des Reizes erfolgt, ein Latenzstadium daher nur bei Anwendung feinerer zeitmessender Methoden nachweisbar ist, kann dasselbe bei starker Abkühlung (12°—0°) mehr als eine Secunde betragen. Ob bei gleichbleibender Reizstärke ähnliche Beziehungen zwischen Temperatur und Contractionsgrösse des Herzmuskels bestehen, wie nach Gad und Heymans beim quergestreiften Skeletmuskel, ist nicht bekannt. Ist die Zuckungsdauer eines Muskels schon normaler Weise sehr kurz, so wird sich insbesondere der Einfluss der sinkenden Temperatur deutlich ausprägen, umgekehrt wird die durch Erwärmung bedingte Verkürzung des Contractionsverlaufes charakteristischer hervortreten, wenn der Muskel von vorneherein durch eine träge Zuckung ausgezeichnet ist. Dies ist in höchstem Maasse bei den glatten Muskeln der Fall, deren Contractionsverlauf durch Erwärmung ausserordentlich beschleunigt wird.

Auch sonst bietet übrigens das Verhalten glatter Muskelelemente bei wechselnder Temperatur mannigfache und interessante Abwei-

chungen, die vor allem Anderen dadurch bedingt sind, dass jene in sehr vielen, ja vielleicht allen Fällen unabhängig vom Nervensystem in einem Zustand mehr oder weniger ausgeprägter, stetiger Contraction verharren („Tonus"), dessen Stärke in sehr auffälliger Weise von der jeweils herrschenden Temperatur abhängig erscheint. In besonders hohem Grade ist dies der Fall bei den glatten Muskeln vieler wirbelloser Thiere, sowie der poikilothermen Wirbelthiere. So zeigen beispielsweise die Schliessmuskeln unserer Süsswassermuscheln (Anodonta, Unio) in der Regel einen sehr stark entwickelten Tonus, der vom centralen Nervensystem sicher ganz unabhängig ist. Durch theilweises Abbrechen der Schaale kann man namentlich bei grossen Exemplaren von Anodonta nach Entfernung aller übrigen Weichtheile leicht ein Präparat gewinnen, welches zu Reizversuchen aller Art sehr geeignet ist (Fick 32, Biedermann 62). Immer zeigt sich dann der Muskel zunächst so stark contrahirt, dass er nicht nur dem kräftigen Zuge des unversehrten Schlossbandes Widerstand leistet, sondern ausserdem noch eine Belastung von mehr als 20 Gramm ohne merkliche Dehnung erträgt. Auch wenn in Folge längerer Ruhe die Schaalen bereits hinreichend klaffen, um eine erfolgreiche Reizung vornehmen zu können, ist das Bestreben des belasteten Muskels, sich zu verkürzen, noch immer ein sehr bedeutendes, wie schon daraus hervorgeht, dass jeder Verminderung der Belastung sofort eine entsprechende Verkürzung folgt. Selbst nach vielen Stunden lässt sich in der Regel noch das Vorhandensein eines gewissen „Tonus" constatiren. Sobald man die Insertion eines noch lebenden Muskels an der einen Seite löst, contrahirt sich derselbe rasch um mehr als die Hälfte der Länge, welche er bei ganz geschlossener Schaale hatte. Gleichwohl nimmt dieser Tonus, wie schon erwähnt, mit der Zeit, wenn auch nur langsam, ab. Lässt man ein Präparat während mehrerer Stunden bei mittlerer Temperatur liegen, so lässt sich diese allmähliche Erschlaffung immer leicht constatiren. Während es Anfangs eines ziemlich bedeutenden Kraftaufwandes bedarf, um die beiden Schaalenhälften von einander zu entfernen, gelingt dies später immer leichter, und nach Verlauf mehrerer Stunden vermag bisweilen schon eine Belastung von kaum 10 Gramm eine fast maximale Dehnung des Muskels zu bewirken. Daher klaffen auch, wenn bei der Präparation das elastische Schlossband unversehrt bleibt, die Anfangs fest geschlossenen Schaalen in der Folge immer weiter, indem das Verhältniss zwischen der Spannung des die Schaalen öffnenden Bandes und dem tonischen Verkürzungsbestreben des Muskels sich immer mehr zu Gunsten der ersteren ändert.

Fast momentan beginnt nun aber die Verminderung des „Tonus", wenn man das Präparat in höhere Temperatur bringt (Eintauchen in Wasser von etwa 30 ° C.), wodurch nach kurzer Zeit eine weitgehende Erschlaffung erzielt wird. Wiederabkühlung vermag dann den Tonus nur unvollkommen wiederherzustellen, während dies bei andern glatten Muskeln in einer sehr vollständigen Weise gelingt. In neuerer Zeit hat Bernstein (63) den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Muscularis des Froschmagens untersucht und gelangte hierbei, wie vordem auch Grünhagen und Samkowy (64), zu ganz analogen Resultaten, wie ich selbst bei Untersuchung des glatten Muschelmuskels. Bernstein benutzte nach Entfernung der Mucosa ein ringförmiges Stück der Muskelhaut, welches in einem Glassgefäss

zwischen zwei Haken ausgespannt war, während die Verkürzung bezw. Dehnung mittels eines über eine Rolle laufenden Fadens auf einen Schreibhebel übertragen wurde. Als erwärmendes Medium diente physiologische Kochsalzlösung, welche vorher auf die gewünschte Temperatur gebracht und dann in das Gefäss gefüllt wurde, oder mit Wasserdampf gesättigte Luft. Das Verhalten eines solchen Muskelringes entspricht nun vollkommen dem oben geschilderten des Muschelschliessmuskels. Befindet sich der Ring in Folge der mit der Ablösung der Mucosa verbundenen mechanischen Reizung in mässigem Tonus, so weicht derselbe bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nur sehr allmählich. Dagegen sinkt der Schreibhebel mit zunehmender Geschwindigkeit, wenn die Temperatur von etwa 25° bis 40° steigt. Wird während dieser Zeit mit tetanisirenden Inductionsströmen gereizt, so erhält man viel kräftigere Contractionen als vorher, was wohl weniger auf eine Erhöhung der Erregbarkeit als auf das Nachlassen des Tonus zu beziehen sein dürfte. Zwischen 45 und 50° C. hört die Dehnung und gleichzeitig auch die Erregbarkeit auf, und erst bei circa 57° C. beginnt eine neuerliche Verkürzung, welche grösstentheils durch Starreentwicklung bedingt ist. Wir stossen also auch hier wieder auf die von Gad und Heymans für den quergestreiften Muskel nachgewiesene Thatsache, dass die Erregbarkeit für den elektrischen Reiz fast vollkommen schwindet, ehe die Verkürzung durch Wärmestarre eintritt. Vorher bewirkt jede Abkühlung des Präparates eine Contraction, d. h. eine Verstärkung bezw. Wiederherstellung des Tonus. Dasselbe Verhalten constatirten Grünhagen und Samkowy auch an der Blasenmuskulatur des Frosches, während dagegen in manchen Fällen glatte Muskeln von Warmblütern (Sphyncter iridis, Muscularis des Oesophagus) unter gleichen Umständen ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigen, indem sie sich beim Erwärmen contrahiren, beim Abkühlen erschlaffen. Man wird jedoch hierbei im Auge behalten müssen, dass der Erfolg der Erwärmung oder Abkühlung sich begreiflicher Weise sehr wesentlich nach dem jeweiligen Zustande der erregbaren Substanz, d. h. im gegebenen Falle dem Grad des vorhandenen Tonus, richten wird. Dieser hängt aber seinerseits zweifellos von dem Erhaltensein der normalen Lebensbedingungen und insbesondere auch der normalen Temperatur ab. Es würde daher ganz wohl denkbar sein, dass glatte Muskeln von Warmblütern unter Umständen tonusfrei gefunden werden, wo die entsprechenden Elemente von Kaltblütern einen kräftigen Tonus zeigen. Vielleicht beruht hierauf wenigstens zum Theil der Widerspruch, welcher sich nach den Untersuchungen der genannten Autoren bezüglich des Verhaltens der glatten Muskeln der Warm- und Kaltblüter zu ergeben scheint. Sicher ist, dass die glatten Muskeln der Blutgefässe am lebenden Thier durch hinreichend starke Erwärmung (Annähern eines heissen Körpers an eine blosgelegte kleine Arterie) local erschlaffen und sich daher unter diesen Umständen wie die Elemente der Kaltblüter verhalten. Desgleichen beobachtete Horvath (65), dass sich die Trachea von Säugethieren bei der Erwärmung erweitert (Erschlaffung der Muskeln), bei der Abkühlung dagegen verengt (Contraction der glatten Muskelelemente).

Auch die quergestreiften Herzmuskelfasern gerathen unter ge-

wissen Bedingungen in einen dauernden (tonischen) Contractionszustand und bilden dann ein besonders günstiges Object, um den Einfluss der Temperatur auf den „Tonus“ zu studiren. Als unmittelbare Entstehungsursache des letzteren wirken hier meist äussere Reize mit, wenngleich ein gewisser Grad von Tonus auch ohne Hinzukommen solcher unter ganz normalen Verhältnissen vorhanden zu sein scheint. Am Schneckenherzen (Helix pomatia) habe ich (36) in Folge plötzlicher Drucksteigerung nach Ablauf einer grösseren oder geringeren Zahl regelmässiger Zusammenziehungen sehr oft einen langanhaltenden, gleichmässigen Contractionszustand des Ventrikels beobachtet, dessen Entwicklung an dem auf eine Canüle gebundenen und mit Schneckenblut oder 0,5 % Kochsalzlösung gefüllten Herzen immer in gleicher Weise vor sich geht. Während der Ventrikel sich Anfangs unter dem vollen Druck der in der Canüle befindlichen Flüssigkeitssäule ad maximum ausdehnt und bei jeder systolischen Zusammenziehung vollkommen entleert, sieht man bald, dass die diastolische Erschlaffung unvollständig wird; es bleibt so zu sagen ein Contractionsrest zurück, welcher nun mit jeder folgenden Zusammenziehung wächst, bis endlich das Herz gar nicht mehr erschlafft und dauernd (tonisch) systolisch contrahirt bleibt. Dieser „Tonus“ lässt sich nun unter Umständen sofort beseitigen, wenn man das Präparat einer höheren Temperatur aussetzt, während er bei Wiederabkühlung neuerdings hervortritt. Dieser „Kältetonus“ löst sich dann, wie es scheint, unter dem Einfluss der Wärme viel rascher als der „Drucktonus“. Es genügt meist schon ein einmaliges kurzes Eintauchen in erwärmte Salzlösung, um den contrahirten Ventrikel mit einem oft kaum merklichen „Latenzstadium“ in den Zustand vollständiger diastolischer Erschlaffung zu versetzen.

Eine Frage, die sich hier naturgemäss anschliesst, betrifft den oberen und unteren Grenzwerth der Temperatur, bei welchem überhaupt ein Muskel noch functionsfähig bleibt, oder doch wenigstens wieder functionsfähig werden kann.

Dass man einen Muskel, wie überhaupt Protoplasma unter 0 ° abkühlen kann, ohne in vielen Fällen seine Erregbarkeit dauernd zu schädigen, kann zwar nicht Wunder nehmen, da der Gefrierpunkt der interstitiellen Gewebsflüssigkeit sowohl wie der contractilen Substanz selbst nothwendig unter Null Grad liegen muss. Welcher Art jedoch die Veränderungen sind, welche die Muskelsubstanz erlitten hat, wenn ihre Reactionsfähigkeit durch Kälte fast auf Null herabgedrückt worden ist, lässt sich schwer im Einzelnen sagen. Sicher ist die Intensität des Stoffwechsels auf ein Minimum beschränkt.

Sobald jede Reaction gänzlich aufgehört hat, ist nach Gad und Heymans eine Wiedererholung nicht mehr möglich, und es muss somit die erregbare Substanz selbst geschädigt worden sein. Dies kann entweder dadurch geschehen, dass sie selbst gefriert, oder dadurch, dass sie beim Gefrieren der interstitiellen Gewebsflüssigkeit mechanisch verletzt wird.

Kühne und Hermann, sowie neuerdings Preyer haben behauptet, dass hartgefrorene Muskeln nach ihrem Aufthauen noch gezuckt haben, und das Gleiche wurde von Waller für den Herzmuskel behauptet. Indessen fragt es sich bei diesen Versuchen immer, ob auch die contractile Substanz selbst gefroren war oder nur interstitielle Flüssigkeit.

VI. Einfluss chemischer Substanzen auf die Muskelcontraction.

Die normalen Erscheinungen der Muskelthätigkeit erleiden immer dann mehr oder weniger tiefgreifende Störungen, wenn die chemische Beschaffenheit der contractilen Elemente in irgend erheblichem Grade sich ändert. Dafür liefern schon die bisher mitgetheilten Erfahrungen genügende Belege, und insbesondere das Studium der Ermüdungserscheinungen, welche zum Theil sicher nur auf einer Anhäufung von gewissen Zersetzungsproducten beruhen, ist in dieser Beziehung sehr lehrreich. Ohne hier auf die Wirkungsweise aller der zahlreichen Körper näher einzugehen, deren Einfluss auf die Muskelerregbarkeit bisher geprüft wurde, sollen nur einige einschlägige Thatsachen näher erörtert werden, die für das Folgende von besonderer Bedeutung sind.

Vor Allem muss hier auf den merkwürdigen und auffallenden Gegensatz in der physiologischen Wirkung der chemisch einander so nahe stehenden Kali- und Natronsalze hingewiesen werden. Seit lange bedient man sich schwächerer Lösungen von NaCl (0,5—0,6 %), wenn es darauf ankommt, eine Flüssigkeit zu verwenden, durch welche quergestreifte und glatte Muskeln, sowie Nerven von Wirbelthieren möglichst lange in möglichst normalem Zustande erhalten werden können. Die „physiologische Kochsalzlösung", deren Concentration sich natürlich nach dem Salzgehalt der Gewebe richtet und daher bei Seethieren entsprechend grösser sein muss, hatte man sich, gestützt auf vielfache Erfahrungen, so sehr als eine völlig indifferente Flüssigkeit zu betrachten gewöhnt, dass es füglich überraschen musste, als ganz neuerdings F. S. Locke (66) darauf aufmerksam machte, dass dies, auch für den quergestreiften Froschmuskel, nur in beschränktem Maasse, gilt. Er fand beim Vergleich normaler und solcher Sartoriuspräparate, die vorher längere Zeit in 0,6 % NaCl-Lösung gelegen hatten, auffallende Unterschiede der Erregbarkeit und des Zuckungsverlaufes. Einzelne den ganzen Muskel durchsetzende Inductionsströme von grösserer Stärke (besonders Oeffnungsschläge) bewirkten am K.S.M. (Kochsalzmuskel) „tetaniforme Contractionen von enormer Höhe und einer Dauer von mehreren Secunden, nach welchen der Muskel plötzlich erschlaffte und nur einen kleinen Verkürzungsrückstand zeigte". Eine Neigung zu Contractur hat schon S. Ringer (67) am K.S.M. beobachtet und zugleich gefunden, dass diese Wirkung durch Zusatz von 1 Theil $CaCl_2$ zu 5000 Theilen der verwendeten NaCl-Lösung vollkommen aufgehoben wird. Auch Locke sah die oben beschriebenen hohen tetaniformen Contractionen nach kurzer Zeit verschwinden, wenn der so reagirende Muskel in Kochsalzlösung gebracht wird, die 10 % einer gesättigten Lösung von $CaSO_4$ enthält.

Es scheint hiernach, dass eine Kalksalze in entsprechendem Verhältniss enthaltende 0,6 % NaCl-Lösung mehr „physiologisch" ist, als eine reine, unvermischte.

Viel ausgeprägtere Veränderungen der Reactionsfähigkeit quergestreifter (Frosch-)Muskeln bewirken K.S.-Lösungen, deren Procentgehalt unter oder über 0,5 liegt. Ersterenfalls treten, wie schon Carslaw (68) bei Durchleitung durch die Gefässe eines Froschhintertheiles beobachtete, sehr bald spontane Reizerscheinungen (tetanische Contractionen) ein, die, durch Ruhezeiten getrennt, während mehrerer Minuten andauern.

Lösungen über 0,7 bis 1 % NaCl bedingen ausserdem eine contracturartige, allmählich wachsende und später wieder abnehmende Verkürzung des Muskels, während bei 2 % die fibrillären Zuckungen wegfallen und nur eine langsam zunehmende Schrumpfung mit gleichzeitigem Verlust der Erregbarkeit des Muskels eintritt. Vorher sind sowohl Einzelreize wie Tetani mit starken Contracturen behaftet. Man wird daher sagen dürfen, dass innerhalb gewisser Grenzen der Concentration NaCl-Lösungen die Erregbarkeit quergestreifter Skeletmuskeln zunehmend steigern, beziehungsweise direct (chemisch) reizend wirken, womit zugleich eine auffallende Neigung zur Contractur verbunden ist.

Die erregbarkeitssteigernde resp. erregende Wirkung der reinen K.S.-Lösung wird durch einen Zusatz gewisser anderer Natronsalze, insbesondere von Na_2CO_3 noch ganz ausserordentlich gesteigert. Ein gänzlich unversehrter Sartorius vom Frosch geräth beim Eintauchen in reine 0.6 % NaCl-Lösung zwar auch bisweilen in schwache Erregung, indem fibrilläre Zuckungen auftreten, doch sind diese Erscheinungen dann niemals von langer Dauer. Fügt man aber der Lösung etwas Natriumphosphat (Na_2HPO_4) und eine geringe Menge Na_2CO_3 hinzu (im Liter destillirten Wassers 5 Gramm NaCl, 2 Gramm Na_2HPO_4 und 0,4—0,5 Gramm Na_2CO_3), so beobachtet man bei nicht zu hoher Temperatur (3—10 ° C.) fast ausnahmslos nach einer kürzeren oder längeren Zeit der Ruhe den Beginn rhythmischer Thätigkeit des eingetauchten Muskels (69). Zunächst verräth sich dieselbe in den meisten Fällen durch rasch auf einander folgende, schwache und wenig ausgiebige, örtlich beschränkte Contractionen, welche in gleicher Höhe von einer grösseren oder kleineren Zahl von Primitivfasern ausgelöst werden. Bisweilen sind diese Bewegungen so schwach, dass sie sich nur durch ein leises, aber dennoch deutlich rhythmisches Erzittern des eingetauchten Muskels verrathen. Gewöhnlich werden aber diese geringfügigen Erregungserscheinungen bald durch kräftigere und zugleich in langsamerem Rhythmus erfolgende Contractionen derselben oder anderer Faserstellen abgelöst, welche unter Umständen sogar bewirken können, dass sich der Muskel in regelmässigen Pausen nach der Fläche oder Kante im Halbkreise krümmt oder sich gar schraubig aufrollt. Im Uebrigen herrscht eine fast unerschöpfliche Mannigfaltigkeit in Bezug auf die hier zu beobachtenden, bald interferirenden, bald ungestört neben einander her laufenden Bewegungsformen, welche jedoch das gemeinsam haben, dass an einer und derselben Stelle des Muskels eine gewisse Zeit hindurch ein gleichförmiger Rhythmus der Bewegung und somit auch der Reizauslösung eingehalten wird.

Es kommt nicht selten vor, besonders in späteren Stadien der Einwirkung alkalischer Salzlösungen, dass während längerer Zeit immer nur eine Stelle des eingetauchten Muskels in rhythmischer Thätigkeit verharrt, so dass das Präparat mit der Regelmässigkeit eines schlagenden Herzens immer in einem und demselben Sinne sich bewegt, und man hat dann nicht selten Gelegenheit, ein Phänomen zu beobachten, welches so lebhaft an die von Luciani (70) seiner Zeit beschriebene „periodische Function“ des Froschherzens erinnert, dass die Analogie beider Erscheinungen jedem Beobachter sofort auffallen muss. Die Periodenbildung tritt oft ganz unvermittelt und plötzlich ein, nachdem das Präparat eine Zeit lang in regelmässigem Rhythmus pulsirt hat, indem eine kürzere oder längere Pause die regelmässige

Schlagfolge unterbricht; in anderen Fällen kündigt sich der Eintritt der Erscheinung dadurch an, dass nach einer langen Reihe in gleichmässigem Rhythmus erfolgender Pulsationen die zwischen je zweien derselben befindlichen Pausen allmählich länger werden, ohne dass jedoch die Beschaffenheit der einzelnen Contractionen hierbei irgendwie sich änderte. Endlich erfolgt eine lange Pause, worauf wieder eine Reihe von Pulsationen folgt, die neuerdings durch eine Ruheperiode unterbrochen werden etc.

Bei niederer Temperatur kann das Spiel rhythmischer Thätigkeit oft tagelang beobachtet werden. Die Erscheinung gewinnt ein besonderes Interesse, wenn man sie im Zusammenhang mit einer Reihe in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern an dem vom Vorhof abgetrennten Ventrikel des Froschherzens gemachter Beobachtungen betrachtet.

Merunowicz, Rossbach, Stiènon, Gaule, Gaskell, Löwit u. A. haben den interessanten Nachweis geliefert, dass auch die ganglienlose „Herzspitze" des Frosches in regelmässige, rhythmische Thätigkeit zu gerathen vermag, wenn gewisse chemische Substanzen der zur Speisung des Präparates benutzten, an sich unwirksamen 0,6% NaCl-Lösung beigesetzt werden; dadurch ist offenbar die Frage in den Vordergrund getreten, welche anatomischen Bestandtheile der Herzspitze hierbei das primär Erregte sind. Es liegt sehr nahe, auch hier in erster Reihe die Muskeln in Betracht zu ziehen, umsomehr, als, wie gezeigt wurde, auch der durch Curare entnervte Stammesmuskel unter fast genau denselben Bedingungen zu analoger rhythmischer Thätigkeit angeregt wird. Es scheint überhaupt eine allgemeine Eigenschaft der Muskelsubstanz zu sein, bei allen dauernden Reizen unter gewissen Bedingungen in einen merkbar rhythmischen Erregungszustand zu gerathen. Für eine derartige Auffassung sprechen nicht nur die eben mitgetheilten Thatsachen, sondern auch später mitzutheilende Beobachtungen über rhythmische Erregung des Sartorius und des Herzmuskels durch den constanten elektrischen Strom.

Abgesehen von den „spontanen" rhythmischen Erregungserscheinungen, welche durch verdünnte Lösungen von Na_2CO_3 an quergestreiften Muskeln hervorgerufen werden, verräth sich die specifische Wirkung dieses Salzes auch durch eine sehr auffallende Steigerung der Anspruchsfähigkeit für künstliche Reize. Dies tritt in allen Fällen sehr deutlich hervor, wenn ein nicht zu dicker Muskel, wie der Sartorius des Frosches, ganz oder partiell mit entsprechend verdünnten Lösungen behandelt wird. Es wird später eine sehr auffällige, hierher gehörige Thatsache zu erwähnen sein, die sich auf die veränderte Wirkung des Kettenstromes an einem einseitig mit Na_2CO_3 behandelten Sartorius bezieht. Aber auch bei örtlicher mechanischer Reizung, sowie bei Anwendung einzelner Inductionsschläge oder inducirter Wechselströme macht sich die Erregbarkeitssteigerung durch eine sehr bedeutende Zunahme der Zuckungshöhe resp. der Tetanuscurve, sowie durch eine gesteigerte Neigung zur Contractur geltend.

Aehnlich wie Na_2CO_3, nur wesentlich schwächer, wirken auch stärkere Lösungen von $Na_2S\Theta_4$, sowie höchst verdünnte von NaOH (in 0,5% NaCl-Lösung), sodass man insbesondere in Hinblick auf die ganz gleichartige Wirkung derselben Substanzen auf den Herzmuskel wohl berechtigt ist, von einer geradezu specifischen Wirkung der genannten Natronsalze zu sprechen, derzufolge die contractile Substanz

quergestreifter Muskeln schon durch die Anwesenheit sehr geringer Mengen jener Stoffe derart verändert wird, dass sie leichter und schon bei schwächeren Reizen in den Zustand der Erregung geräth, als dies normaler Weise der Fall ist.

In gewissem Sinne vergleichbar ist die vielbesprochene und oft untersuchte Wirkungsweise des Veratrins, eines Alkaloïds, dessen merkwürdigen Einfluss auf quergestreifte Muskeln Kölliker entdeckte, und der später insbesondere von Bezold (71), Fick und Böhm (72) und Anderen näher untersucht wurde. Während bei Anwendung von gewissen Natronsalzen und besonders des $Na_2C\Theta_3$ die Steigerung der Anspruchsfähigkeit für jedweden Reiz in den Vordergrund tritt, ist es bei Vergiftung mit Veratrin vor Allem die ganz ausserordentliche Verlängerung der Contractionsdauer (Contractur), welche das ganze Erscheinungsgebiet beherrscht.

Wird ein Frosch durch subcutane Injection von 1—2 Tropfen einer etwa 0,2% Lösung von Veratrin vergiftet, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit in der Regel eine auffallende Störung der normalen Bewegungen, die sich vor Allem dadurch charakterisirt, dass zwar rasche und kräftige Contractionen ausgeführt werden, die Erschlaffung und Wiederverlängerung der Muskeln dagegen nur äusserst träge erfolgt. Dies zeigt sich noch viel deutlicher bei Versuchen am isolirten Nerv-Muskelpräparat, insbesondere, wenn die Gestaltveränderungen graphisch verzeichnet werden. Während der aufsteigende Schenkel, sowie der Gipfel der Curve keine erheblichen Veränderungen erkennen lässt, ist das Stadium der sinkenden Energie ausserordentlich verlängert, und es kann sich die Erschlaffung über viele Secunden hinziehen. Seit v. Bezold diese merkwürdigen Wirkungen des Veratrins zuerst genauer feststellte, darf es als sicher gelten, dass dieselben lediglich in einem veränderten Zustand der Muskelsubstanz selbst begründet sind und, wie Fick meint, wahrscheinlich auf einer „Steigerung des Erregungsprocesses über das normale Maass hinaus" beruhen. Um eine möglichst anhaltende Contraction zu erzielen, empfiehlt sich die Vergiftung mit grösseren Dosen mehr; am zweckmässigsten fand ich es, 6—7 Tropfen einer 1% Lösung von Veratrin. acet. in den Rückenlymphsack zu bringen und den Frosch (R. tempor.) nach spätestens 10 Minuten zu tödten. Gewöhnlich genügen schon 5—7 Minuten, um jene Symptome hervorzurufen, welche das geeignete Stadium der Giftwirkung charakterisiren. Als solche sind vor Allem mehr oder weniger ausgeprägte Streckkrämpfe der Hinterextremitäten zu nennen, die einander in ziemlich kurzen Pausen folgen und durch lebhafte Unruhe des Thieres und häufig wiederholtes krampfhaftes Aufsperren des Maules eingeleitet werden. Ein sicheres Zeichen der Brauchbarkeit ist es, wenn die Bauchmuskeln bei mechanischer Reizung, etwa durch Fassen mit der Pinzette, in eine lang anhaltende tetanische Contraction verfallen, und wenn das Gleiche bei Herstellung des Sartoriuspräparates nach Durchschneidung des Nerven der Fall ist. Hierbei sieht man oft, dass einer raschen Zuckung im Momente der Durchschneidung der Nerven nach kurzer Pause eine weitere, langsamer zunehmende Verkürzung folgt, welche dann längere Zeit constant bleibt und nur ganz allmählich der Wiedererschlaffung weicht.

Verzeichnet man die Gestaltveränderungen eines in der beschriebenen Weise mit Veratrin vergifteten Sartorius, indem man denselben

mittels der beiderseits befindlichen Knochenstümpfe in dem später zu beschreibenden Hering'schen Doppelmyographen befestigt, nachdem vorher eine der beiden beweglichen, unpolarisirbaren Elektroden dauernd fixirt wurde, so erhält man im Wesentlichen gleiche Curven, ob nun die Reizung durch einen irgendwo in der Continuität des Muskels einwirkenden Inductionsschlag oder durch möglichst kurze Schliessung eines Kettenstroms bewirkt wird. In beiden Fällen bleibt sozusagen die Contractionswelle auf ihrem Wege durch den Muskel fixirt und erzeugt so einen mehr oder weniger langen, in fast gleicher Stärke anhaltenden Tetanus oder, wie man sich mit Rücksicht auf die bisher gänzlich mangelnden Beweise der discontinuirlichen Natur der betreffenden Contraction wohl richtiger ausdrückt, eine „tonische" Verkürzung des gesammten Muskels in allen seinen Theilen.

Wie bereits Bezold und Fick hervorhoben, kann man verschiedene Formen der Zusammenziehung des Veratrinmuskels unterscheiden, von denen als eine der am häufigsten vorkommenden nur die erwähnt sei, bei welcher der eigentlichen tonischen Dauercontraction eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene, rasch verlaufende Initialzuckung vorangeht. Es tritt dann ähnlich, wie dies bereits oben bemerkt wurde, im Momente der Reizung eine rasche Zusammenziehung des Muskels ad maximum ein, worauf sofort eine beträchtliche Wiederverlängerung erfolgt, der sich nun eine abermalige langsame Contraction anschliesst, die nur ganz allmählich der Erschlaffung weicht (Fig. 46). Andeutungen dieser eigenthümlichen Verkürzungsweise werden kaum jemals ganz vermisst, insbesondere nach längerem Verweilen des Präparates in verdünnter Kochsalzlösung. Es kann, wie schon Fick nachwies, nicht davon die Rede sein, die erwähnte Anfangszuckung etwa durch indirecte Erregung des Muskels von Seite der intramusculären Nerven zu erklären und nur die nachfolgende Dauerverkürzung auf directe Muskelreizung zu beziehen, denn man beobachtet ganz dieselben Curvenformen auch nach vorgängigem Curarisiren. Möglicherweise hängt die Erscheinung zusammen mit der von Grützner zuerst betonten Zusammensetzung des Muskels aus zwei morphologisch und functionell verschiedenen, den rothen und weissen (trägen und flinken) Muskeln entsprechenden Faserarten. Zu Gunsten dieser Auffassung liesse sich wohl auch noch geltend machen, dass derartige doppelgipfelige Zuckungscurven nicht selten auch unter anderen Verhältnissen, wie z. B. nach localer Behandlung mit Na_2CO_3, oder selbst an ganz normalen Froschmuskeln

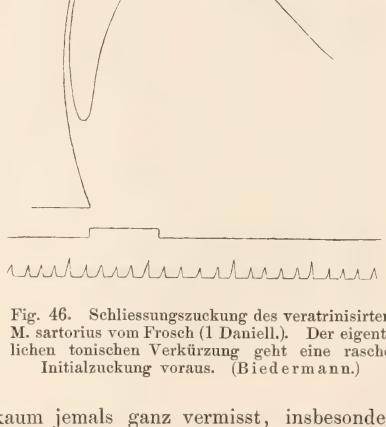


Fig. 46. Schliessungszuckung des veratrinisirten M. sartorius vom Frosch (1 Daniell.). Der eigentlichen tonischen Verkürzung geht eine rasche Initialzuckung voraus. (Biedermann.)

vorkommen. Gerade für den Sartorius gilt dies nach Grützner als Regel. Reizt man während des Stadiums der Wiederverlängerung den Veratrinmuskel wiederholt etwa durch kurz dauernde Schliessung eines Kettenstromes, so zeigt sich die Anspruchsfähigkeit desselben für den Schliessungsreiz im Allgemeinen um so geringer, in einem je höheren Grade er noch zur Zeit der Reizung verkürzt erscheint. Nicht selten reagirt aber selbst der schon völlig erschlaffte Muskel unmittelbar nachher kaum merklich auf denselben Reiz, der kurz vorher eine mächtige Contraction auslöste. In der Mehrzahl der Fälle hält jedoch die Zunahme der Reizerfolge vollkommen gleichen Schritt mit der allmählich zunehmenden Erschlaffung des Muskels, so dass die während derselben in gleichen Zwischenräumen ausgelösten, fast immer rasch verlaufenden Zuckungen sämmtlich zu gleicher Höhe über einer Linie als Abscisse sich erheben, welche dem absteigenden Aste der Curve entspricht, die der Muskel auch nach nur einmaliger Reizung verzeichnet haben würde. Analoge Beobachtungen machte Fick auch bei indirecter Reizung eines mit Veratrin vergifteten Froschmuskels vom Nerven aus (72. p. 146).

Wie eben erwähnt wurde, ändert sich bei rasch wiederholter Reizung der Charakter der Zuckungen in sehr auffallender Weise, indem die Erschlaffung sehr bald ebenso schnell erfolgt, wie unter normalen Verhältnissen. Bleibt der Muskel dann einige Zeit ungereizt, so zeigt die erste neu ausgelöste Zuckung wieder alle für die Veratrinwirkung charakteristischen Merkmale. Auch die Temperatur übt einen grossen Einfluss aus, indem der typische Verlauf der Contractionscurve des Veratrinmuskels am deutlichsten bei einer mittleren Temperatur hervortritt und sowohl durch zu grosse Wärme wie durch Kälte beinträchtigt wird. In beiden Fällen schwinden, wie insbesondere L. Brunton und Cash (73) gezeigt haben, die Erscheinungen der Veratrincontractur, um wieder hervorzutreten, wenn der abgekühlte oder erwärmte Muskel in eine gemässigte Temperatur zurückversetzt wird. Bisweilen ist dies letztere allerdings nicht der Fall, so dass es scheint, als wäre die Veratrinwirkung durch die veränderte Temperatur dauernd aufgehoben.

Aehnlich wie Veratrin scheinen auch Baryumsalze auf die Substanz quergestreifter Muskeln einzuwirken, während Kaliumsalze im Allgemeinen als Muskelgifte wirken, welche die Erregbarkeit mehr oder weniger rasch herabsetzen und schliesslich dauernd vernichten. Selbst in sehr starker Verdünnung ist dies noch immer in merklichem Grade der Fall, so dass, wie schon Ranke hervorhob, die Kalisalze wahrscheinlich als „Ermüdungsstoffe“ der Muskeln eine wesentliche Rolle spielen. Sicher ist, dass sowohl bei örtlich beschränkter Anwendung wie bei Durchspülung mit Lösungen von Kalisalzen alle charakteristischen Erscheinungen der Muskelermüdung hervortreten, welche zunächst einfach durch Auswaschen des betreffenden Präparates (Durchspülen mit 0,6% NaCl-Lösung) sich wieder beseitigen lassen.

LITERATUR.

1. **Marey,** Traveaux du Laboratoire. 1877. p. 41.
2. **Marchand,** Pflügers Arch. XV. 1877.
3. **Romanes,** Philosoph. Transact. 1866 und 1867, 1876 und 1877.

4. **Hermann**, Handbuch der Physiol. I. 1.
5. **Ranvier**, { Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1874.
Leçons de anatom. générale sur le système musculaire. 1880. p. 186.
6. **Kronecker und Stirling**, Du Bois Arch. f. Physiol. 1878. p. 1.
7. **Cash**, Du Bois Arch. 1880. Supplementband.
8. **Rollett**, Sitzungsber. d. Wiener Academie. XCVIII. III. Abth. 1889.
9. **Ch. Richet**, Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.
10. **Rollett**, Sitzungsber. der Wiener Academie. LXXXIX. III. Abth. 1884.
11. **Marey**, Annales des sciences naturelles. Ser. V. (Zool.). Tom. XII. p. 58. Paris 1869.
12. **P. Grützner**, Breslauer ärztliche Zeitschr. 1883. No. 18.
13. { **Funke**, Pflügers Arch. VIII. p. 213.
Cash, Journ. of Physiol. IV. p. 198.
14. **Yeo** und **Cash**, Proceed. of the Royal Society. Vol. 35. No. 226. p. 281. 1883.
15. **Grützner**, Recueil zoologique suisse. 1884. Tom. I. No. 4.
16. — —, Pflügers Arch. 47. Bd. p. 125 und XLVIII. p. 354.
17. **Ph. Knoll**, Sitzungsber. der Wiener Acad. CI. III. Abth. (Zur Lehre von der Structur und Zuckungsverschiedenheiten der Muskelfasern).
18. **Coutance**, De l'energie et de la structure musculaire chez les Mollusques acephales. 1878. p. 30.
19. **Engelmann**, Pflügers Arch. 25. Bd. p. 563.
20. **A. Fick**, { Mechan. Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskelthätigkeit. Internat. wiss. Bibliothek. 1882. p. 105.
Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. 1864.
Studien über elektr. Nervenreizung. 1871.
21. **Tigerstedt**, Mittheilungen aus dem physiol. Labor. des Carolinischen Institutes in Stockholm. Heft III. p. 1 ff.
22. **Kronecker**, Das charakterist. Merkmal der Herzmuskelbewegung (Beiträge zur Anat. und Physiol., C. Ludwig gewidmet. 1875).
23. **Mays**, Verh. der physiol. Ges. zu Berlin. 1883. No. 8. p. 20 f. in Du Bois Arch. 1883.
24. { **Bowditch**, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1871. p. 669.
Tiegel, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1875.
Minot, Journ. of Anat. and Physiol. XII. p. 297.
Rossbach, Pflügers Arch. XIII. p. 607 und XV. p. 1.
Richet, Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.
Romanes (l. c.)
Buckmaster, Du Bois Arch. 1886. p. 472.
25. **Ch. Bohr**, Du Bois Arch. 1882. p. 235 und 259.
26. **Tigerstedt**, Du Bois Arch. 1885. Suppl.
27. **Burdon-Sanderson**, Physiol. Centralbl. IV. p. 186.
28. **Regeczy**, Pflügers Arch. 43. Bd.
29. **E. Münzer**, Pflügers Arch. 46. Bd. p. 249.
30. **Regeczy**, Pflügers Arch. 44. Bd. p. 469.
31. { **J. Gad**, Du Bois Arch. 1879. p. 255.
Cowl, Du Bois Arch. 1889.
32. { **A. Fick**, { Vergl. Physiologie d. irritablen Substanzen. 1863. p. 51.
Untersuchungen über Muskelarbeit. Basel 1867.
R. Heidenhain, Mechan. Leistung, Wärme u. s. w. p. 108.
v. Frey, Du Bois Arch. 18.
Place, Onderzoekingen gedaan in het physiol. Labor. d. Utrechtsche Hoogeschool. Tweede Reeks. I. p. 73 ff. 1868.
Santesson, Skandinav. Archiv für Physiol. 1889. I. p. 1 ff.

33. **Schenk,** Pflügers Arch. 51, p. 509. Pflügers Arch. 52. p. 108. Pflügers Arch. 55. p. 175, 622 und 626.
34. **Ludwig** und **Luchsinger,** Pflügers Arch. 25. Bd. p. 231.
35. **Engelmann,** Pflügers Arch. 29. Bd. p. 466.
36. **Biedermann,** Sitzungsber. d. Wiener Acad. LXXXIX. III. Abth. p. 19 ff. 1884.
37. **Schoenlein,** Zeitschr. f. Biologie. XXX. N. F. XII.
38. **Luchsinger,** Pflügers Arch. 26. Bd. p. 464.
39. **A. Fick,** Pflügers Arch. 41. Bd. p. 176.
40. **E. Hering,** „Lotos" 1889. N. F. IX. p. 36 ff.
41. **Kronecker,** Berichte der k. sächs. Ges. der Wiss. 1871. p. 718.
42. **A. Mosso,** Du Bois Arch. 1890. p. 89.
43. **Funke,** Pflügers Arch. VIII. p. 233.
44. **H. Kronecker,** Ber. der Berliner Academie. 1870. p. 629. Du Bois Arch. 1879. Suppl.
45. **Tiegel,** Pflügers Arch. 13. Bd. p. 71.
46. **Brown-Sequard,** Journ. de la Physiol. 1858. p. 358. **Krukenberg,** Vergleich physiol. Vorträge. p. 358. **A. Mosso,** „Die Ermüdung", übersetzt von Glinzer. 1892. p. 143.
47. **Bierfreund,** Pflügers Arch. 43. Bd.
48. **Rollett,** Denkschriften der mathem.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Academie der Wiss. in Wien. LIII. p. 243.
49. **Israel,** Du Bois Arch. 1877. p. 443.
50. **Kühne,** Reicherts Arch. 1859. p. 761. **Grützner** (12.)
51. **Schiffer,** Centralbl. f. d. med. Wiss. 1869. p. 579 und 593.
52. **Biedermann,** Pflügers Arch. 45. Bd. p. 377.
53. **Grünhagen,** Pflügers Arch. 9. Bd. p. 180. **A. Buchholz.** Das Verhalten des Sphynkter iridis verschied. Thierarten u. s. w. Inaug.-Dissert. Leipzig 1886.
54. **Sertoli,** Arch. italiennes de Biologie. Tom. III. Fasc. I.
55. **Waller** und **Reid,** Philosoph. Transact. Vol. 178 (1887) B.
56. **J. Ranke,** „Tetanus".
57. **Ludwig** und **Schmidt,** Ber. d. sächs. Ges. der Wiss. 1868.
58. **Cyon,** Compt. rend. I. p. 1049. (1867.) **Klug,** Du Bois Arch. 1879. **Sallet,** Du Bois Arch. 1882.
59. **Martius,** Du Bois Arch. 1882. p. 443.
60. **Gad** und **Heymans,** Du Bois Arch. 1890. Suppl.
61. **Fr. Schenk,** Pflügers Arch. 52. p. 117.
62. **Biedermann,** Sitzungsber. d. Wiener Academie. XCI. III. Abth. p. 29 ff. 1885.
63. **Bernstein,** Unters. aus d. physiol. Inst. d. Univers. Halle. II. Heft. 1890. p. 160.
64. **Grünhagen** und **Samkowy,** Pflügers Arch. IX. 1874. p. 399 und XXXIII. p. 59. **Samkowy,** Ueber den Einfluss verschied. Temp.-Grade auf die physiol. Eigenschaften der Nerven und Muskeln. Inaug.-Diss. Berlin 1875. **J. Biernath,** Ueber die Irisbewegung einiger Kalt- und Warmblüter bei Erwärmung und Abkühlung. Inaug.-Diss. Leipzig. **F. Kuhe,** Ueber den Einfluss der Wärme und Kälte auf verschied. irritable Gewebe warm- und kaltblütiger Thiere. Inaug.-Diss. Bern 1884. **G. Pfalz,** Ueber das Verhalten glatter Muskeln verschied. Thiere gegen Temp.-Differenzen und electr. Reizung. Inaug.-Diss. Leipzig 1882.
65. **Horvath,** Pflügers Arch. XIII.
66. **F. S. Locke,** Pflügers Arch. 54. Bd. 1893.

67. **S. Ringer,** { Philosoph. Transact. 1884. p. 226. / Journ. of Physiol. (3). 1882. p. 380. / Journ. of Physiol. (4). 1883. p. 29. / Journ. of Physiol. (6). 1885. p. 361.

68. **Carslaw,** Du Bois Arch. 1887. p. 430.

69. **Biedermann,** Sitzungsbericht der Wiener Academie. LXXXII. III. Abth. 1880. (Ueber rhythmische, durch chem. Reizung bedingte Contractionen quergestr. Muskeln.)

70. **Luciani,** Ber. d. sächs. Ges. 1873. p. 11.

71. **v. Bezold,** Unters. aus d. Würzburger Labor. 1867.

72. { **A. Fick,** Unters. aus d. Würzburger Labor. 2. Lief. 1873. / **Fick und Böhm in Fick,** Myotherm. Untersuchungen. V.

73. **L. Brunton und Cash,** { Journ. of Physiol. Vol. IV. / Centralbl. f. med. Wiss. 1883. No. 6.

VII. Reizsummation und Tetanus.

Bisher war wesentlich nur von Einzelzuckungen die Rede, wie man sie erhält, wenn ein Muskel durch kurzdauernde Reize erregt wird. Es bleibt zu untersuchen, wie sich ein Muskel verhält, wenn zwei oder mehrere Reize in immer kürzeren Intervallen aufeinanderfolgen. Sind die Pausen so lang, dass der Muskel jedesmal vor Beginn einer neuen Zuckung vollkommen wieder erschlaffen kann, so entsteht eine Zuckungsreihe, deren einzelne Glieder völlig von einander getrennt sind und sich höchstens indirect (wie etwa bei der „Treppe" oder durch Ermüdung) in Bezug auf Grösse und Verlauf beeinflussen. Werden jedoch die Pausen kleiner, und folgen die Reize (einzelne Inductionsschläge) rascher auf einander, so kommt man bald an eine Grenze, wo noch vor völligem Ablauf der ersten und jeder folgenden Zuckung der neue Reiz einwirkt und so den Muskel verhindert, jemals seine volle Ruhelage wieder zu erreichen. Es bleibt dann eine gewisse Verkürzung bestehen, deren Grösse von der Reizfrequenz wesentlich mit abhängt, und um welche der Muskel gewissermaassen oscillirt. Je rascher die Reize aufeinanderfolgen, desto stärker bleibt der Muskel contrahirt, und desto kleiner erscheinen die einzelnen rhythmischen Oscillationen, welche sich schliesslich auch bei graphischer Verzeichnung nur noch durch eine leichte Kräuselung der „Tetanus-Curve", dem blossen Auge durch ein zartes Flimmern der spiegelnden Oberfläche verrathen. Schliesslich geht dann dieser „unvollkommene" in den „vollkommenen" Tetanus über, bei welchem sichtbare Gestaltveränderungen überhaupt nicht mehr nachweisbar sind. Der Muskel erreicht nach Beginn der tetanisirenden Reize sehr rasch das Maximum der Verkürzung, welches hier in der Regel wesentlich höher liegt als bei jeder (maximalen) Einzelzuckung, bleibt dann während der Fortdauer der intermittirenden Reizung gleichmässig contrahirt, um nach Beendigung derselben meist rasch zur Ruhelage zurückzukehren. Ungeachtet der scheinbaren Stetigkeit muss nun der Tetanus, wie sich aus seiner Entstehung unmittelbar ergiebt, doch als ein aus der Summation von Einzelzuckungen hervorgegangener discontinuirlicher Vorgang angesehen werden, der nur in Folge der Trägheit des Muskels nicht zu sichtbaren Massenbewegungen desselben führt, während, wie wir sehen werden, die inneren molekularen Veränderungen in der

That den intermittirenden Charakter deutlich und unzweifelhaft verrathen.

Die mannigfachen Besonderheiten der tetanischen Verkürzungsform lassen sich nur verstehen, wenn die Gesetze der Reizsummation unter den einfachsten Bedingungen bekannt sind. Die ersten grundlegenden Versuche verdanken wir wieder Helmholtz (1). Er leitete dem Nerven eines Muskels rasch hinter einander zwei maximale Inductionsschläge zu, indem er zwei derselben secundären Spirale genäherte primäre Stromkreise rasch hinter einander öffnete. Fiel die zweite Reizung in das Latenzstadium der ersten, so blieb sie gänzlich erfolglos, und die Zuckungscurve zeigte keinen Unterschied gegenüber der durch den ersten Reiz allein bewirkten. Fiel sie dagegen später, so war der Verlauf der entsprechenden Curve ein derartiger, als ob der zweite Reiz den Muskel in der Ruhelage getroffen hätte. „Von da an, wo die zweite Reizung wirksam wird, verläuft die Zuckung nahezu so, als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden.“ (Fig. 47.)

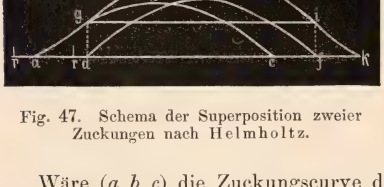


Fig. 47. Schema der Superposition zweier Zuckungen nach Helmholtz.

Wäre (*a b c*) die Zuckungscurve der ersten Reizung und (*d e f*) die der zweiten, sofern jede für sich allein wirkte, so würde demnach nach der Helmholtz'schen Regel die wirklich gezeichnete Curve der Linie (*a g h i k*) entsprechen. Man sieht leicht, dass die Höhe der summirten Zuckung dann am grössten, d. h. verdoppelt sein müsste, wenn das Intervall beider Reize gleich dem Stadium der steigenden Energie einer einfachen Zuckung ist.

Diese Regel muss natürlich ihre Geltung verlieren, sobald mehrere gleichartige Reize in immer gleichen Intervallen aufeinanderfolgen, da ja sehr bald ein nicht mehr überschreitbares Maass der Contraction eintritt. Dagegen wäre es möglich, dass im unvollkommenen Tetanus jeder einzelne Reiz ein gleichlanges Stadium steigender Energie bewirkte. Kries zeigte jedoch, dass dies selbst bei Summirung von nur zwei Zuckungen keineswegs der Fall ist. Wie aus der schon erläuterten schematischen Zeichnung (Fig. 47) unmittelbar ersichtlich ist, müsste der Gipfelpunkt der summirten mit dem der zweiten Einzelzuckung zusammenfallen, beziehungsweise senkrecht darüber liegen, wenn die Helmholtz'sche Regel strenge Geltung hätte. Nach den Untersuchungen von v. Kries (2) ist dies aber keineswegs der Fall. Schon 1886 theilte v. Kries mit, dass bei summirten Zuckungen das Maximum der Verkürzung nach dem Moment des zweiten Reizes merklich früher erreicht wird, als bei einer einfachen Zuckung, dass mit anderen Worten das Stadium der steigenden Energie bei der zweiten Zuckung kürzer ist, als bei der ersten. Bezeichnet man mit v. Kries den Zeitraum, um welchen der Gipfel der summirten Zuckung hinter den zweiten Reiz fällt, als „Gipfelzeit“, die Ordinatengrösse der summirten Zuckung als „Gipfelhöhe“, so zeigt sich, dem Gesagten entsprechend, dass in einer Reihe „aufsteigend“ (d. h. im Stadium der steigenden Energie) oder „ab-

steigend" (im Stadium der sinkenden Energie) summirter Zuckungen, welche durch je zwei maximale Inductionsströme ausgelöst werden, die Gipfelzeit mit steigender Gipfelhöhe abnimmt (Fig. 48). Dies prägt sich an den beistehenden Curvenreihen, bei welchen die Stelle des zweiten Reizes unverändert bleibt, während die des ersten davon beliebig entfernt werden kann, dadurch aus, dass der Gipfel der summirten Zuckung um so weiter nach dem Moment des ersten Reizes hinrückt, je höher er liegt. Vergleicht man eine aufsteigend und eine absteigend summirte Zuckung gleicher Höhe mit einander, so zeigt sich, dass die Gipfelzeit der ersteren stets länger ist, als die der letzteren. In noch viel höherem Grade macht sich die Verkürzung der Gipfelzeit beim

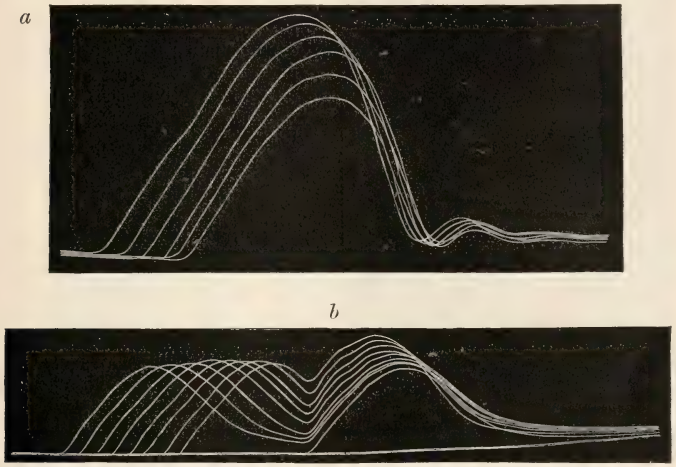


Fig. 48. *a*) Reihe „aufsteigend" summirter Zuckungen; *b*) Reihe „absteigend" summirter Zuckungen. Die Stelle des zweiten Reizes bleibt beide Mal dieselbe und nur die des ersten variirt. Verschiebung der Gipfelhöhe der summirten Zuckungen nach links. (Nach v. Kries.)

unvollkommenen Tetanus geltend, wo das Stadium der steigenden Energie oft auf den dritten oder vierten Theil der Zeit reducirt erscheint, welche es in der Einzelzuckung umfasst.

Aber auch die Höhenverhältnisse einer aus zwei einfachen summirten Zuckung zeigen, dass die Auffassung der später folgenden als einer einfachen Zuckung, welche lediglich auf eine andere Abscisse gestellt ist, nicht ausreicht. So fanden schon Kronecker und Hall (3) die Höhe „aufsteigend" summirter Maximalzuckungen Anfangs grösser, als der Helmholtz'schen Regel entspricht, dann aber um so kleiner, in je vorgerückterem Stadium der ersten Zuckung die zweite sich superponirte. Die grösste Kraft entfaltete der zweite Impuls, wenn er im ersten Sechstel der primären Zuckungscurve eingreift. Dann verläuft also die Zuckungscurve nicht so, als wäre der in diesem Augenblick vorhandene Contractionszustand des Muskels seine Ruhelage und die

zweite Zuckung allein angeregt worden, sondern es bleibt noch ferner der Antrieb der ersten Zuckung wirksam. Im zweiten und dritten Sechstel hilft die zweite Zuckung der ersten ziemlich genau dem Helmholtz'schen Gesetze entsprechend, während in dem Falle, wenn die zweite Zuckung vom Gipfel der ersten ansteigt, die Höhe der summirten Contraction stets kleiner ausfällt, als der Regel entsprechen würde.

Es wurde schon oben ausführlich die Erscheinung besprochen, dass bei wiederholter Reizung mit gleichstarken, maximal wirkenden Inductionsströmen die Zuckungshöhen in Form einer „Treppe" anwachsen. Die Bedeutung dieser Thatsache für die Folgeerscheinungen der Reizsummation hat insbesondere Ch. Richet (4) hervorgehoben. Er untersuchte vorwiegend die quergestreiften Muskeln des Krebses, bei welchen die Erregbarkeitssteigerung durch wiederholte gleichstarke Reizung sehr deutlich ausgeprägt ist. Selbst in dem Falle, wenn die einzelnen Reize für sich allein untermaximale Zuckungen auslösen, ja auch dann, wenn sie an sich gar keine merkliche Gestaltveränderung bewirken („subliminal" sind), können sie bei wiederholter Einwirkung wirksam werden, indem jeder Einzelreiz die Anspruchsfähigkeit der Muskelsubstanz für den nächstfolgenden erhöht (Addition latente).

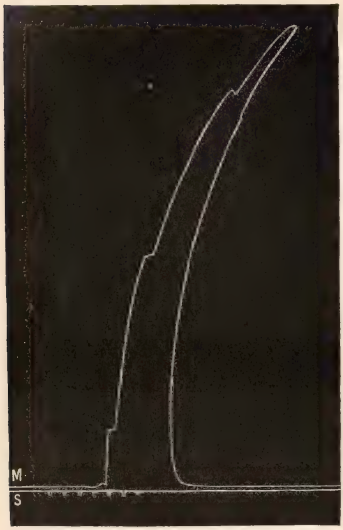


Fig. 49. „Addition latente"; Krebsmuskel; zunehmende Wirkung von sieben aufeinander folgenden, an sich unwirksamen Einzelreizen (Inductionsschläge). (Nach Ch. Richet.)

In sehr schlagender Weise demonstrirt die beistehende Fig. 49 diesen Einfluss wiederholter, gleichstarker, an sich unwirksamer Reize auf den Muskel. Die beiden ersten Reize haben keinen merklichen Effect, die dritte Reizung bewirkt eine minimale Zuckung; die vierte eine etwas grössere, während die drei noch folgenden Reize sehr starke Contractionen auslösen, welche zu einem unvollkommenen Tetanus verschmolzen sind. Es ist klar, dass eine derartige Abhängigkeit der Erregbarkeit von einer vorhergehenden Erregung die Höhe einer summirten Zuckung, wie auch die Grösse der tetanischen Verkürzung wesentlich beeinflussen muss. So wird es auch begreiflich, dass unter Umständen die Höhe einer summirten Zuckung die jeder der beiden Componenten um ein Vielfaches übertreffen kann. (Fig. 50.)

Es wurde auch schon früher erwähnt, dass die Grösse des Intervalls zwischen je zwei Reizen eine gewisse Grenze nicht überschreiten darf, wenn der begünstigende Einfluss des vorhergehenden Reizes auf den Effect des folgenden noch nachweisbar sein soll, und es erscheint

leicht begreiflich, dass unter Umständen bei rascher Aufeinanderfolge schwacher Reize eine tetanische Verkürzung des Muskels zu Stande kommen kann, obschon dieselben für sich allein keine sichtbare Gestaltveränderung des Muskels bewirken. Bei welcher Intensität und Frequenz der Reize eine derartige Summation (Addition latente Richet's) eintritt, hängt natürlich vor Allem von der Natur des Muskels ab. Im Allgemeinen scheinen träger reagirende Muskeln mehr geeignet zur Reizsummation, als flinke, was mit dem raschen Abklingen aller Erregungserscheinungen bei den letzteren zusammenhängen dürfte, da ja das Fortbestehen einer irgendwie gearteten Veränderung der Muskelsubstanz in Folge eines Reizes die nothwendige Vorbedingung der durch denselben bewirkten Erregbarkeitssteigerung ist. In der That darf man den relativ trägen quergestreiften Herzmuskel als einen solchen bezeichnen, welcher für Summationswirkungen in dem erwähnten Sinne sehr geeignet ist. Basch (5) hat gezeigt, dass subliminale elektrische Einzelreize, die an und für sich noch keine Contraction auszulösen vermögen, die Erregbarkeit des

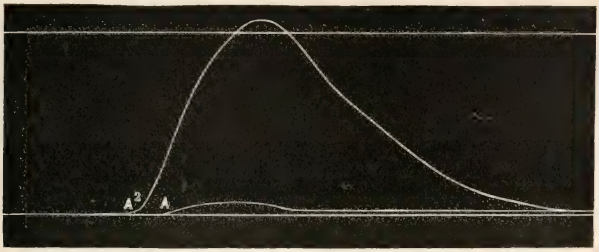


Fig. 50. *A* Einfache Zuckung (Krebsmuskel); A^2 Summirte Zuckung, entstanden durch zwei einander sehr nahe gerückte Reize von derselben Grösse wie bei *A*. (Nach Richet.)

Herzmuskels (vom Frosche), wenn sie demselben in kleinen Intervallen zugeführt werden, allmählich (durch addition latente) derart steigern, dass sie nunmehr Contractionen auslösen; analoge Beobachtungen machte Engelmann (6) am Bulbus aortae des Froschherzens, wo sich bei rhythmischer Reizung ebenfalls sehr deutliche Summationserscheinungen nachweisen lassen; am auffälligsten treten diese letzteren jedoch an glatten Muskeln hervor.

Hier lässt sich sehr oft zeigen, dass selbst unter den günstigsten Bedingungen durch die stärksten einzelnen Inductionsschläge ein sichtbarer Reizerfolg (Contraction) kaum erzielt werden kann, während dieselben Objecte (Darm, Ureter, Muschelmuskel) bei schwingendem Neff'schen Hammer durch die in rascher Folge wirkenden Reize schon bei verhältnissmässig geringem Rollenabstande in Tetanus gerathen. Auch bei Anwendung von Kettenströmen hat man oft Gelegenheit, zu beobachten, wie bei mehrmals in nicht zu grossen Pausen wiederholter Schliessung eines an sich unwirksamen Stromes allmählich eine wirksame Erregung eintritt (Engelmann). Es scheint übrigens das Vermögen der Reizsummation, wenn auch in einer gradweise verschiedenen Ausbildung, jedem irritablen Plasma zuzu-

kommen (Flimmerzellen, Nervenzellen, pflanzliches Plasma, wie z. B. Dionaea etc.), so dass die geschilderten Erscheinungen am Muskel nur einen speciellen Fall eines allgemeinen Gesetzes darstellen. Ob man dabei den Vorgang als eine wirkliche „Summirung" an sich unwirksamer Reize zu einem wirksamen oder als eine durch dieselben bedingte Erregbarkeitssteigerung auffassen will, scheint ziemlich unwesentlich, wenn man die schon früher betonten Beziehungen

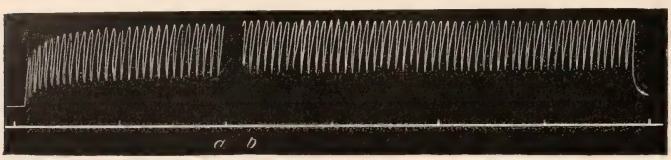


Fig. 51.

Fig. 52.

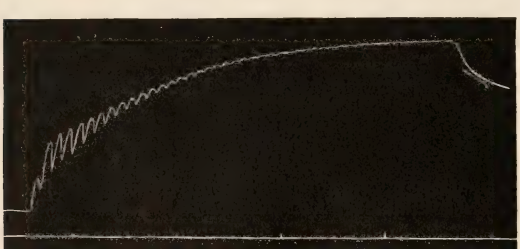


Fig. 53.

Fig. 51—53. Froschmuskel; indirecte Reizung mit Inductionsströmen von zunehmender Stärke bei gleichbleibender Frequenz (10—12 pro Sekunde). (Nach Grützner.)

zwischen einer durch Reize bedingten Erhöhung der Erregbarkeit und dem Vorgang der Erregung selbst berücksichtigt.

In Bezug auf Form, Verlauf und Grösse der tetanischen Zusammenziehung, sowie deren Abhängigkeit von verschiedenen Variablen haben eingehende Untersuchungen an quergestreiften Muskeln von Wirbelthieren und Wirbellosen Folgendes ergeben: Sind die Reize schwach und ihre Zahl in der Sekunde mässig (10—12), so erhält man von einem Froschmuskel eine Curve ähnlich der beistehenden (Fig. 51).

Es handelt sich, wie man sieht, um einen noch sehr unvollkommenen Tetanus, dessen einzelne Zacken tief einschneiden, so dass der Muskel nur in geringem Grade dauernd verkürzt bleibt. Die Spitzen der einzelnen Zacken liegen nahezu in einer Horizontalen. Werden dann die reizenden Inductionsströme verstärkt oder wächst deren Frequenz, so werden die Zacken immer kürzer und flacher und die Einschnitte minder tief; der Muskel erreicht einen viel höheren Grad von dauernder Verkürzung (Fig. 52). Schliesslich steigt die Curve gleich von vorneherein steil an, und die Zähnelung ist sehr geringfügig, um dann (im vollkommenen Tetanus) ganz zu verschwinden (Fig. 53 und Fig. 54). Nach Kohnstamm (9) wird der Tetanus bei gleicher Frequenz um so unvollkommener, je stärker der Reiz ist, da jede Verstärkung des Reizes die Erschlaffung der Einzelzuckung beschleunigt.

Nach Bohr (7) soll die Tetanuscurve des unermüdeten Muskels (Frosch, Kröte) eine „gleichseitige zu den Assymptoten hingeführte Hyperbel" sein, was um so bemerkenswerther schien, als auch das Grösserwerden einzelner Zuckungen in der „Treppe", sowie bei Zunahme der Reizstärke nach ähnlichem Gesetze erfolgt; doch kann von einer Allgemeingültigkeit dieser Regel wohl nicht die Rede sein, indem beispielsweise nach Rollett (8)

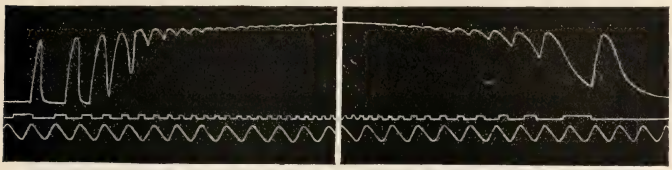


Fig. 54. Entstehung des Tetanus aus und Wiederauflösung desselben in Einzelzuckungen. Nur Anfang und Ende des Versuches sind abgebildet. In dem weggelassenen mittleren Theil von 1,9′ Dauer zeichnete der Muskel eine Horizontale. (Nach Engelmann.)

die Tetanuscurve der Hydrophilusmuskeln sich derselben nicht fügt. Eine Thatsache, die sich sofort bei Vergleichung eines durch eine Folge maximal wirkender Inductionsschläge ausgelösten vollkommenen Tetanus und einer Einzelzuckung aufdrängt, betrifft den Unterschied der Contractionsgrösse in beiden Fällen. Stets verkürzt sich der frei zuckende, belastete Muskel viel mehr im Tetanus, als bei einer einfachen Zuckung. Kann es nun auch keinem Zweifel unterworfen sein, dass die grössere Höhe des Tetanus aus der geschilderten Superposition der Einzelzuckungen erklärt werden muss, so bleibt doch der weitere Verlauf des Vorganges zunächst noch sehr dunkel. Aus der Thatsache, dass der Muskel im Tetanus eine gewisse maximale Verkürzung nicht überschreitet, lässt sich nur schliessen, dass bei fortgesetzter Ueberlagerung die Helmholtz'sche Regel ihre Geltung mehr und mehr verliert, indem jeder neue Reiz um so weniger wirksam wird, je stärker der Muskel bereits durch die vorhergehenden verkürzt ist. Die Höhe der Tetanuscurve wächst mit der Reizstärke und, wenn diese gleich bleibt, mit der Frequenz der Reize. In gleichem Sinne ändert sich auch die Steilheit des Anstiegs (Kohnstamm 9).

Eine für die Beurtheilung der tetanischen Verkürzung wichtige Thatsache haben v. Kries und v. Frey festgestellt (10), indem sie zeigten, dass man bei künstlicher Unterstützung des Muskels denselben unter Umständen auch durch einen Einzelreiz zu demselben Grade der Verkürzung bringen kann, wie im vollkommenen Tetanus. Unter dem Muskelhebel wird bei diesen Versuchen eine Stellschraube angebracht, die gestattet, den Hebel auf eine beliebige Höhe einzustellen. Die Belastung wirkt erst dann voll auf den Muskel, wenn er anfängt, den Hebel von der Unterstützung abzuheben. Die Thatsache, dass der unterstützte Muskel sich bei einer einfachen Zuckung ebenso stark contrahirt, wie der nicht unterstützte im stärksten Tetanus, tritt besonders deutlich hervor, wenn man Einzelzuckungen und Tetani in einem Versuche wechseln lässt. Wählt man eine nicht zu geringe Be-

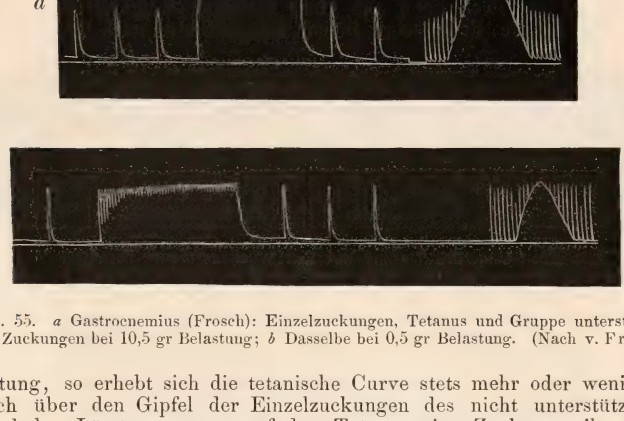


Fig. 55. *a* Gastrocnemius (Frosch): Einzelzuckungen, Tetanus und Gruppe unterstützter Zuckungen bei 10,5 gr Belastung; *b* Dasselbe bei 0,5 gr Belastung. (Nach v. Frey.)

lastung, so erhebt sich die tetanische Curve stets mehr oder weniger hoch über den Gipfel der Einzelzuckungen des nicht unterstützten Muskels. Lässt man nun auf den Tetanus eine Zuckungsreihe mit Unterstützung folgen (Fig. 55 *a*), so tritt der Parallelismus beider Vorgänge sehr deutlich hervor, und man kommt zu der Ueberzeugung, dass bei der Summirung der Zuckungen im Tetanus eine Art von Unterstützung des Muskels in sich selbst stattfinden müsse; es macht, wie Grützner (11) sich ausdrückt, den Eindruck, „als wenn der Muskel im vollkommenen Tetanus sich deshalb so bedeutend zusammenzieht, weil er sich gewissermaassen selbst in sich unterstützt und trägt".

Im Einzelnen können in Bezug auf die Veränderung der Höhenwerthe in einer Reihe unterstützter Zuckungen mannigfache Verschiedenheiten auftreten. Entweder fällt, wie in dem eben angeführten Beispiel, der höchste Zuckungsgipfel mit der höchsten Stellung der Unterstützungsschraube zusammen, oder es wird schon früher der höchste Gipfel erreicht, so dass bei weiterer Zunahme der Unterstützung die Zuckungshöhen wieder sinken. Es kann endlich auch

der Fall eintreten, dass die Zuckungshöhen bei linear fortschreitender Unterstützung Anfangs wachsen, dann abnehmen und endlich wieder wachsen bis zur grössten Höhe, so dass die Function zwei Maxima besitzt (v. Frey 10 und 12). (Fig. 56.)

Auch diese Verhältnisse finden ihren Ausdruck in gewissen Formen tetanischer Curven mit 2 und 3 Gipfeln.

Alle vorstehend erwähnten Thatsachen beziehen sich übrigens nur auf den entsprechend belasteten Muskel. Bei sehr geringer Belastung hat dagegen die Unterstüzung kaum noch einen Einfluss auf die Lage der Zuckungsgipfel, und dem entsprechend ist dann auch der Unterschied zwischen Tetanushöhe und Zuckungs-

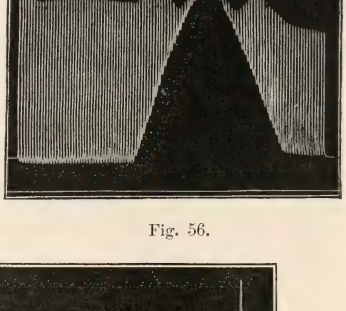


Fig. 56. Curarisirter Muskel. Zuckungsreihe mit wechselnder Unterstützung. Spannung 6 gr. Reizintervall 1 Sek. (Nach v. Frey.)

Fig. 56.

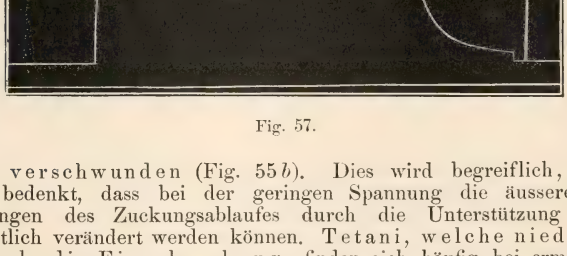


Fig. 57. Tetanus und Einzelzuckung eines ermüdeten und curarisirten Muskels. Spannung 10 gr. Reizfolge 0,1″. (Nach v. Frey.)

Fig. 57.

höhe verschwunden (Fig. 55 *b*). Dies wird begreiflich, wenn man bedenkt, dass bei der geringen Spannung die äusseren Bedingungen des Zuckungsablaufes durch die Unterstützung nicht wesentlich verändert werden können. Tetani, welche niedriger sind als die Einzelzuckung, finden sich häufig bei ermüdeten Muskeln (Fig. 57). Hat ein Muskel nach einer längeren Zuckungsreihe kurze Zeit geruht, so sind dann bei Wiederaufnahme der Reizung die ersten Zuckungen besonders hoch im Verhältniss zu den nachfolgenden („Einleitende" Zuckungen Buckmaster's), und dieses Missverhältniss wird auch nicht ausgeglichen, wenn man den Muskel unterstützt.

Eine ausreichende Erklärung aller dieser Verhältnisse und insbesondere eine genaue Analyse der tetanischen Verkürzung begegnet zur Zeit leider noch unüberwindlichen Schwierigkeiten, was

begreiflich erscheint, wenn man berücksichtigt, wie viele verschiedene Factoren die Tetanuscurve beeinflussen. Die Erscheinung der „Treppe", die Superposition im Helmholtz'schen Sinne, der Einfluss der (inneren) „Unterstützung", sowie die Ermüdung und Contractur haben sämmtlich mehr oder weniger Antheil an dem Verlauf des Tetanus (v. Frey).

Dazu kommt als ein wahrscheinlich sehr wesentlicher Factor der Umstand, dass ein Muskel in der Mehrzahl der Fälle keine physiologische Einheit darstellt, sondern in der Regel eine Mischung von mindestens zwei functionell verschiedenen Elementen ist, die kaum alle gleichzeitig und gleichmässig thätig sein dürften. Dies führt zur Erörterung der Frage nach der Abhängigkeit der tetanischen Erregung von der Natur des Muskels. Hier ist, wie leicht ersichtlich, vor Allem die innerhalb weiter Grenzen schwankende Zuckungsdauer verschiedener Muskeln bezw. verschiedener Fasern eines und desselben Muskels zu berücksichtigen. Ein stetiger Tetanus, wobei sich die Zuckungen in der oben erörterten Weise superponiren, wird, wie leicht ersichtlich, nur dann zu erwarten sein, wenn das Reizintervall gleich oder kleiner ist, als die Dauer der Zuckung bis zum Momente der maximalen Verkürzung. Hieraus ergiebt sich unmittelbar, dass zur Auslösung eines vollkommenen Tetanus die Einzelreize um so rascher aufeinanderfolgen müssen, je kürzer die Zuckungsdauer ist. Nehmen wir an, es handle sich um eine Zuckung von so raschem Verlauf, wie etwa die der Flugmuskeln gewisser Insecten, die kaum $^1/_{300}$ Sekunde dauert, so würden mehr als 300 Reizungen pro Sekunde erforderlich sein, um einen Tetanus zu bewirken. Dauert andernfalls die Zuckung, wie bei den Muskeln der Schildkröte, etwa 1 Sekunde, so werden schon zwei Reize in der Sekunde einen vollkommenen Tetanus herbeiführen können. Am auffallendsten macht sich das bei glatten Muskeln geltend, deren Trägheit es begreiflich erscheinen lässt, dass man einen unvollkommenen Tetanus hervorzurufen vermag, selbst wenn die einzelnen Reize (etwa wiederholte Schliessungen eines Kettenstromes von hinreichender Stärke) durch Pausen von mehreren Sekunden von einander getrennt sind.

Folgende Zahlen geben eine allerdings nur annähernd richtige Vorstellung von der zur tetanischen Verschmelzung der Zuckungen nöthigen Reizfrequenz pro Sekunde:

Schildkröte	2 (Marey),
Frosch, Hyoglossus (träge) .	10—15,
Gastrocnem. (flink) .	30,
Krebs, Scheerenmuskel (träge)	20 (Richet),
Schwanzmuskel (flink)	40 „
Neugeborner Warmblüter	16 (Soltmann),
Kaninchen (rother Muskel) .	4—10 (Kronecker und
(weisser „ .	20—30 Stirling),
Vogel	100 (Richet),
Insecten	300—400 (Marey, Landois).

Es ist selbstverständlich, dass die angeführten Zahlen wesentliche Aenderungen erleiden werden, wenn der Zustand des betreffenden Muskels sich ändert. Es wurde schon oben ausführlich besprochen, wie verschieden die Zuckungsdauer ausfällt, je nachdem der Muskel frisch oder ermüdet, blutdurchströmt oder blutleer, normal oder ver-

giftet (Veratrin), erwärmt oder abgekühlt dem Versuch unterwofren wird. Es werden daher bei unveränderter Reizfrequenz je nach dem physiologischen Zustand des Muskels bald ein vollkommener, bald ein unvollkommener Tetanus oder auch nur vereinzelte Zuckungen ausgelöst werden können. Ein Blick auf die obige Tabelle zeigt auch sofort, wie bedeutend der Unterschied der zum Tetanisiren erforderlichen Reizfrequenz bei functionell verschiedenen quergestreiften Muskeln eines und desselben Thieres ist. Da gerade diese Verhältnisse von grosser Bedeutung sind, so muss hier noch etwas näher darauf eingegangen werden. Nachdem zuerst Ranvier (13) auf die merkwürdigen physiologischen Verschiedenheiten der rothen und blassen Muskeln des Kaninchens aufmerksam gemacht und insbesondere auch den seinen Versuchen zufolge enormen Unterschied der zum Tetanisiren erforderlichen Reizfrequenz hervorgehoben hatte, stellten Kronecker und Stirling (14) fest, dass der rothe Kaninchenmuskel dem trägen Zuckungsverlauf entsprechend schon durch vier Reize pro Sekunde in unvollkommenen, durch zehn Reize dagegen in ziemlich vollkommenen Tetanus versetzt wird. Reizintervalle von $^1/_6$ Sekunde gestatten dem weissen Muskel fast völlige Wiederausdehnung, während der rothe, wenngleich zitternd, hoch contrahirt bleibt. Zum vollkommenen Tetanus bedarf der weisse Kaninchenmuskel 20—30 Reize. Ganz analoge Curven erhält man bei entsprechender Reizung der flinken Schwanz- und der trägen Scheerenmuskeln des Krebses (Richet 4) (Fig. 58).

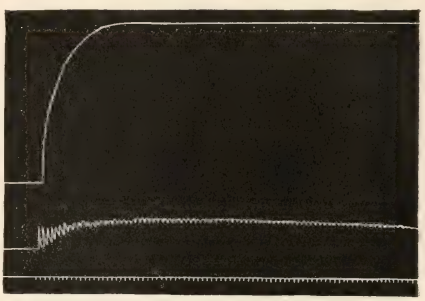


Fig. 58. Tetanuscurve der Schwanz- und Scheerenmuskeln des Krebses bei gleichartiger Reizung. Die flinken Schwanzmuskeln gerathen in unvollkommenen, zitternden, die trägen Scheerenmuskeln in vollkommenen Tetanus. (Nach Richet.)

Sehr charakteristische und in functioneller Beziehung wichtige Unterschiede der tetanischen Verkürzung haben die Untersuchungen Rollett's (8) an den anatomisch und physiologisch so wesentlich verschiedenen Muskeln von Hydrophilus und Dyticus ergeben. Abgesehen davon, dass auch hier wieder die flinken, rasch zuckenden Muskeln von Dyticus eine höhere Reizfrequenz zum Tetanus erfordern, als die trägen Muskeln von Hydrophilus, wie sich aus den beistehenden Figuren (59 *a. b.*) sofort ergiebt, zeigt sich ein sehr bemerkenswerther Unterschied auch in Bezug auf den Verlauf eines länger anhaltenden vollkommenen Tetanus. Die ersten Tetani, welche von frisch präparirten Dyticusmuskeln erhalten werden, steigen viel steiler an, sinken jedoch viel rascher wieder ab, als jene von Hydrophilusmuskeln, deren Ausdauer im Tetanus ausserordentlich bedeutend ist, was sich auch darin zeigt, dass bei wiederholter Reizung die Höhe der Tetani sich nur wenig ändert, während sie bei Dyticus

rasch abnimmt. „Der Hydrophilusmuskel erhält sich trotz anstrengender Leistungen durch lange Zeit so leistungstähig, dass er, wenn ihm auch nur kurze Ruhe zwischen längeren, in gewisser Zahl aufeinanderfolgenden Perioden der Thätigkeit gewährt wird, doch nur ganz allmählich erschöpft wird. Der Dyticusmuskel dagegen wird durch anstrengende Leistungen in verhältnissmässig kurzer Zeit erschöpft; wenn ihm aber zwischen den Perioden erschöpfender Thätigkeit auch längere Ruhe gewährt wird, so kann er sich während der letzteren auch nach wiederholter solcher Anstrengung immer wieder bis zu einem gewissen Grade erholen.“ Dissimilation und Assimilation müssen also wohl in beiden Muskelarten einen ganz verschiedenen Verlauf nehmen. Ganz analoge Erfahrungen machte Richet (l. c. p. 114) in Bezug auf den Verlauf der tetanischen Verkürzung bei länger fortgesetzter Reizung an dem trägen Scheerenmuskel und dem flinken Schwanzmuskel des Krebses. Ein vollkommener Tetanus des letzteren ist nie von langer Dauer, der Muskel erschlafft sehr bald und zeigt dann einige Zeit eine sehr verminderte Erregbarkeit; dagegen steigt der Tetanus des Scheerenmuskels allmählich an und kann sehr lange andauern. Die Beziehung dieser Erscheinungen zu der normalen Art der Thätigkeit beider Muskeln ist unverkennbar. Der kräftig entwickelte Scheerenschliesser hat die Aufgabe, unter grosser Kraftentfaltung lange Zeit hindurch in gleichmässiger Contraction zu verharren, während der Schwanz rasche Bewegungen (Stösse) nach Art eines Ruders auszuführen hat, wobei es weniger auf eine langdauernde Kraftleistung, als vielmehr auf Schnelligkeit der Bewegung ankommt.

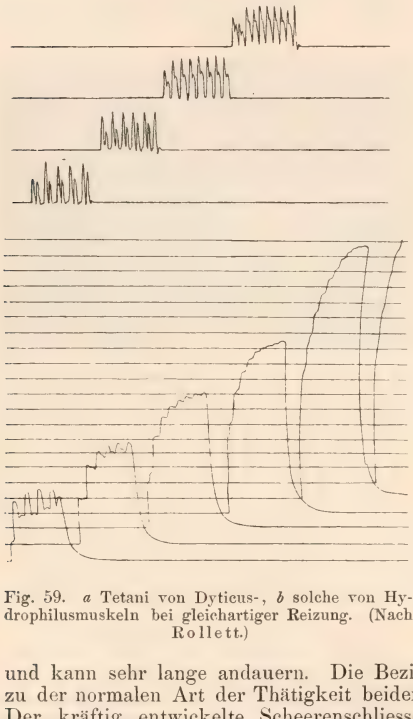


Fig. 59. *a* Tetani von Dyticus-, *b* solche von Hydrophilusmuskeln bei gleichartiger Reizung. (Nach Rollett.)

Es liegt in diesen Erfahrungen eine weitere Bestätigung der Folgerungen, welche, wie bereits oben erwähnt wurde, aus der Verbreitung und dem Vorkommen sarkoplasmaarmer und sarkoplasmareicher (heller und trüber, bezw. blasser und rother) Muskeln in Bezug auf Kraft und Ausdauer derselben sich ergeben. Eine noch viel grössere Be-

deutung gewinnen aber diese Thatsachen, wenn man berücksichtigt, dass in der Mehrzahl der Fälle ein Muskel beiderlei functionell verschiedene Faserarten in wechselndem Mengenverhältniss enthält. Wie sich diese Mischung unter Umständen schon bei einer einfachen einmaligen Zuckung verräth und an der Curve deutlich ausprägt, so ist es auch, nur in noch viel höherem Grade, im Tetanus der Fall.

Im Allgemeinen wird man erwarten dürfen, dass Muskeln, welche ihrer Hauptmasse nach aus trägen (trüben, rothen) Fasern bestehen, mehr die Eigenschaften dieser und umgekehrt bei Vorwiegen der flinken Fasern auch mehr das Verhalten der letzteren zeigen werden. Ein gutes Merkmal bietet nach Grützner (15) das Verhältniss zwischen der Höhe der Einzelzuckung und jener des Tetanus. Die letztere übertrifft ja beim belasteten Muskel stets erheblich die erstere; doch ist der Unterschied unter sonst gleichen Verhältnissen bei den trägen Fasern ausserordentlich viel bedeutender als bei den flinken. Vergleicht man beispielweise bei directer Reizung die Höhe des Tetanus bei dem gemischten Gastrocnemius des Frosches und der Kröte, so zeigt sich, dass der vorwiegend aus trägen Fasern bestehende Wadenmuskel der letzteren ungeachtet seiner geringeren Grösse dasselbe Gewicht viel höher hebt als der eines Frosches. Ersterer ballt sich von stärksten elektrischen Reizen getroffen fast zu einer Kugel zusammen, während der Froschwadenmuskel auch im stärksten Tetanus von der Gestalt einer Kugel weit entfernt ist. Während bei den flinken Muskeln des Frosches (Triceps, Gastrocnemius) die Höhe der Zuckung zu der des Tetanus wie 1 : 2—3 sich verhält, beträgt das Verhältniss bei den gleichnamigen Muskeln der Kröte etwa 1 : 5 und steigt bei den trägeren Muskeln noch erheblich (Hyoglossus und Rectus vom Frosch 1 : 8—9). Bei Untersuchung des isometrischen Muskelactes am Menschen (M. obductor indicis oder interrosseus dorsalis primus) mittels eines besonders hierzu construirten Spannungszeigers fand Fick (16) bei Vergleichung der Spannung, die durch einen maximalen Einzelreiz entwickelt wird, mit der, welche bei tetanischer Reizung zu Stande kommt, dass die letztere den 10fachen Werth von jener erreichen kann, während beim Frosch sowohl beim isotonischen wie beim isometrischen Acte der Unterschied ein viel geringerer ist. Es verhält sich also der menschliche Skeletmuskel ganz entschieden so, wie es rothen, trägen Fasern entspricht.

Man wird mit Rücksicht auf die mitgetheilten Erfahrungen, wonach die im Tetanus geleistete Arbeit der flinken (weissen, hellen) Muskeln ebensowohl in Bezug auf die Grösse der gehobenen Gewichte, wie insbesondere auch in Bezug auf die Höhe, bis zu welcher die Last gehoben wird, äusserst unbedeutend ist im Vergleich mit denselben Leistungen der trägen (trüben, rothen) Muskeln, die letzteren mit Grützner geradezu als „Tetanusmuskeln“ bezeichnen dürfen, indem sie durch ihre physiologischen Eigenschaften dieser Verkürzungsform sozusagen angepasst sind und darin Ausserordentliches leisten. Wenn flinke und träge Fasern in einem Muskel vereint sind, so kann es in Folge der schon oben erwähnten Verschiedenheit der Erregbarkeit geschehen, dass bei schwacher Reizung (direct oder vom Nerven aus) ganz andere Antheile des Muskels zucken bezw. in Tetanus gerathen, als bei starker Reizung. Grützner ist auch geneigt, die Summationswirkungen im Tetanus zum grossen Theil auf die geschil-

derten Unterschiede im physiologischen Verhalten der beiden Faserarten zurückzuführen. Die auffallende Uebereinstimmung einer Reihe unterstützter Zuckungen mit einem Tetanus, auf welche oben aufmerksam gemacht wurde, bezieht Grützner (11, p. 280) in der That auf eine innere Unterstützung des Muskels durch seine trägen (rothen, trüben) Faserantheile. „Diese halten ihn ruhig in einer bestimmten, mittleren Länge fest, die natürlich um so kleiner wird, je mehr sich rothe Fasern betheiligen. Trifft jetzt den so verkürzten Muskel ein passender, namentlich nicht zu starker Reiz, so zucken wesentlich seine leicht erregbaren (weissen) Antheile. Diese zweite aufgesetzte Zuckung muss also schneller erfolgen, wie v. Kries thatsächlich gefunden hat (Verkürzung der Gipfelzeit). Je stärker aber der Reiz ist, um so mehr gerathen wieder die träger arbeitenden Antheile in Thätigkeit, um so eher verschwindet die Discontinuität (was, wie erwähnt, Kohnstamm bestreitet), und um so höher erhebt sich auch die Tetanuscurve."

„So versteht sich auch einfach die leicht zu beobachtende Thatsache, dass man mit einem schon verkürzten, und zwar ruhig und gleichmässig verkürzten. Muskel noch Zuckungen ausführen kann, wie dies ja bei einer grossen Menge von Hantirungen nothwendig ist." (Grützner.)

Nach dieser Anschauung, die, wie mir scheint, in der That einen der wesentlichsten und wichtigsten Factoren, welche bei der tetanischen Zusammenziehung in Betracht kommen, hervorkehrt, „bleibt ein Tetanus so lange zitternd und unstät, als sich auf die Zusammenziehung der rothen Muskelantheile noch die Zuckungen der weissen aufsetzen können. Haben sich aber die rothen bis auf ihren Höhepunkt verkürzt, dann ist der Muskel im Ganzen so kurz, dass die zupfenden Bewegungen der weissen Muskeln kaum noch oder gar nicht mehr eine Discontinuität in der Bewegung, ein Zittern erzeugen."

An die trägen, sarkoplasmareichen quergestreiften Skeletmuskeln reiht sich naturgemäss sowohl hinsichtlich seiner histologischen wie auch physiologischen Eigenschaften der Herzmuskel an. Dem trägen Zuckungsverlauf und der grossen Ausdauer entsprechend, sollte man erwarten, denselben auch in hohem Grade geeignet zu finden zu einem stetigen, vollkommenen Tetanus. Doch lehrt die Untersuchung gerade das Gegentheil, und es nimmt der Herzmuskel in dieser Beziehung wie in mancher anderen eine gewisse Sonderstellung ein. Summationsversuche lassen sich am Herzen um so leichter ausführen, als man die spontanen rhythmischen Contractionen, deren physiologische Werthigkeit als Einzelzuckungen ausser allem Zweifel steht, benutzen kann, um bei langsamer Schlagfolge (am Froschherzen) die Wirkung eines neu hinzukommenden künstlichen Reizes (Inductionsschlages) in verschiedenen Phasen der Contraction und Erschlaffung zu untersuchen. Bei derartigen Versuchen fand nun Marey (17), dass der Herzmuskel in verschiedenen Phasen seiner Thätigkeit für Reizung mit einem einzelnen Inductionsschlag in wechselndem Grade empfindlich und während einer gewissen Periode überhaupt nicht erregbar (refractär) ist. Für nicht zu starke Reize zeigen sich sowohl der Ventrikel, wie auch alle anderen Abschnitte des Herzens unerregbar während der ganzen Dauer der Systole des betreffenden Theiles, während im Stadium der Diastole, sowie in der Pause jeder Reiz eine Extra-

contraction auslöst; bei stärkerer Reizung erscheint diese „refractäre Periode" immer mehr abgekürzt, und sehr starke Reize scheinen schliesslich in jeder Phase der Herzthätigkeit erregend zu wirken (Marey, Tigerstedt, Lovén u. A.). Diese merkwürdige Eigenschaft der gesammten Herzmusculatur erklärt nun auch zum Theil das eigenthümliche Verhalten des Herzens bei Einwirkung rasch aufeinanderfolgender (tetanisirender) Reize. Denn es ist klar, dass in Folge dieser Eigenthümlichkeit jede stetige oder in rasch aufeinanderfolgenden Momenten wiederholte Reizung keine continuirliche oder summirte Contraction (Tetanus), sondern nur eine von ausgeprägten Pausen unterbrochene Reihe von Contractionen hervorrufen kann. Bowditch hat zuerst bei Reizversuchen am Froschherzen die Erfahrung gemacht, dass selbst dann, wenn die einzelnen Inductionsschläge durch Intervalle von mehreren Sekunden getrennt sind, die Zahl der Contractionen oft geringer ist, als die der Reize. Noch viel auffälliger wird dieses Missverhältniss zwischen den Reizen und Contractionen, wenn die ersteren in rascher Aufeinanderfolge einwirken, wobei der Herzmuskel oft eine grosse Reihe von Reizen unbeantwortet lässt (Basch 5). Stets entwickelt sich unter diesen Umständen ein neuer, von Intensität und Frequenz der Reize abhängiger Rhythmus des Herzmuskels, indem, wie dies Engelmann (6) bei Tetanisiren mit Wechselströmen auch am Bulbus aortae des Frosches fand, bei sehr geringer Reizstärke durch „latente Summirung" nach einiger Zeit eine Systole und später vielleicht noch eine oder mehrere ausgelöst werden. Das Latenzstadium der ersten und die Intervalle der eventuell folgenden weiteren Contractionen sind um so länger, je schwächer die Einzelreize sind. Mit wachsender Dichte der erregenden Ströme nähert sich die Dauer des Latenzstadiums bald einem Minimum, ebenso die Intervalle zwischen den einzelnen Systolen (Fig. 60). Bei den stärksten Strömen sah Engelmann den Bulbus nach der ersten Contraction nicht wieder völlig erschlaffen; er bleibt auf einer gewissen Höhe tetanisch contrahirt. Doch handelt es sich dabei nicht um eine wirkliche Superposition der Contractionen, sondern die erste Erhebung ist von gleicher Höhe, wie nach einem einzigen wirksamen Reize.

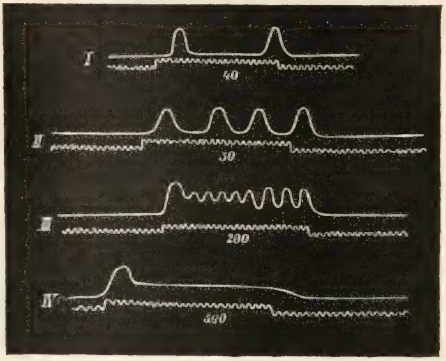


Fig. 60. Bulbus aortae (Frosch); tetanisirende Reizung mit Inductionsströmen. Reizfrequenz 80 pro Sekunde. Die Stimmgabel zeichnet halbe Sekunden. Die Ziffern unter den Figuren geben die Intensitäten der tetanisirenden Ströme an. Die Intensität bei übergeschobenen Rollen = 1000 gesetzt. (Nach Engelmann.)

Anfangs können in der tetanischen Curve noch kleine Wellen sichtbar sein, deren Periode aber nicht die der Reize ist, sondern eine eigene, längere, durch die specifische Natur der Muskelsubstanz bestimmte. Insofern unterscheidet sich also dieser Tetanus sehr wesentlich von dem gewöhnlicher quergestreifter Muskeln. Aehnliche „Tetanuscurven" erhielt Ranvier (18) auch vom Ventrikel des Froschherzens. Es kann nicht bezweifelt werden, dass das geschilderte Verhalten der Herz- und Bulbusmuskeln bei tetanisirender Reizung mit der so hoch entwickelten Fähigkeit derselben zu rhythmischer Thätigkeit im engsten Zusammenhang steht; so ist bekannt, dass auch völlig constante Reize, wie z. B. chemische und mechanische, während der ganzen Dauer ihrer Ein-

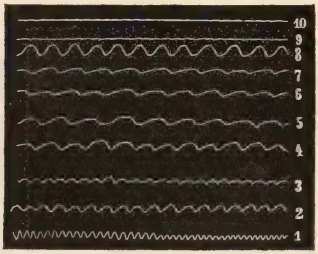


Fig. 61. *a* Rhythmische Contractionen des Beines von Dyticus marginalis auf tetanische Reizung. Reizfrequenz 880 pro Sek. *b* Rhythmisch unterbrochene Tetani vom Bein von Hydrophilus piceus. (Nach Schoenlein.)

wirkung rhythmische Contractionen des Herzmuskels und unter gewissen Umständen auch quergestreifter Skeletmuskeln auslösen; doch ist diese Eigenschaft bei den letzteren stets viel weniger entwickelt, als bei den ersteren.

Man darf annehmen, dass eine Folge von Einzelreizen in ihrem physiologischen Effect der Wirkung eines stetig andauernden Reizes um so mehr sich nähern wird, je rascher die Reize auf einander folgen, und es würde mit Rücksicht hierauf kaum überraschen können, wenn unter gewissen Umständen, wie beim Herzmuskel, so auch beim quergestreiften Skeletmuskel die Wirkung einer Reizfolge mit der eines Dauerreizes übereinstimmte. In der That scheint dies der Fall zu sein, und es sind insbesondere zwei Erscheinungen, welche in dieser Beziehung ein allgemeineres Interesse beanspruchen, nämlich einerseits der rhythmisch unterbrochene Tetanus und andererseits die sogenannte Anfangszuckung. Richet (4 p. 126) hat zuerst rhythmische Veränderungen in der Curve tetanisch gereizter Krebsscheerenmuskeln beschrieben, zu deren Entstehung, wie es schien, schwache und sehr frequente Reize erforderlich sind. Bald darauf theilte Schoenlein (19) (Fig. 61 *a b*) analoge Beobachtungen an Käfermuskeln mit (Dyticus und Hydro-

philus). Er fand, wenn er die im abgetrennten Femur liegenden Muskeln mit Inductionsströmen von hoher Frequenz und sehr geringer Stärke reizte, entweder rhythmische Contractionen (bei Dyticus) oder rhythmisch unterbrochene Tetani von längerer Dauer (Hydrophilus und Krebs) oder endlich Contractionen, welche in wechselndem Maasse durch Ruhepausen getrennt sind. Die Reizfrequenz betrug bei diesen Versuchen gewöhnlich 880 pro Sekunde, doch sind die Erscheinungen auch noch bei viel höheren Frequenzen zu beobachten. Die untere Grenze reichte für die Käfer bis 100 und 80, für den Krebs bis 30 pro Sekunde. In Bezug auf die Stromstärke war die Rhythmik von eben wirksamen Rollenentfernungen an auf 1—2 mm, also auf ein sehr kleines Intervall des Schlittens, eingeschränkt. Bei weiterer Annäherung geht die Rhythmik immer in glatten, ununterbrochenen Tetanus über. Man sieht, dass sich auch hier der schon früher hervorgehobene Unterschied zwischen den Muskeln von Hydrophilus und Dyticus geltend macht, indem, wie bemerkt, die ersteren, sowie die trägen Scheerenmuskeln des Krebses längere, rhythmisch unterbrochene Tetani geben, während so frequente rhythmische Contractionen, wie sie unter diesen Umständen bei Dyticusmuskeln die Regel sind, dort niemals vorkommen. Ich stehe nicht an, in den erwähnten Beobachtungen Schoenlein's und Richet's ein Analogon der Thatsache zu erblicken, dass auch der Herzmuskel unter ähnlichen Verhältnissen rhythmische Contractionen ausführt, denen allerdings stets der Werth von Einzelzuckungen zukommen dürfte, während dies bei den Käfermuskeln nicht oder doch nicht immer der Fall ist. Bei den flinken Muskeln von Dyticus, wo die Frequenz der rhythmischen Contractionen durchschnittlich in Grenzen von 2—6 pro Sekunde schwankt, ausnahmsweise aber auch auf 30 steigt, wird man vielleicht den einzelnen Contractionen den Werth von Einzelzuckungen beimessen dürfen, während die trägen Hydrophilus- und Krebsmuskeln durchwegs kurze Tetani zeichnen. Es wird später gezeigt werden, dass der Herzmuskel stets, quergestreifte Stammesmuskeln wenigstens unter gewissen Umständen durch den constanten Kettenstrom zu ganz analoger rhythmischer Thätigkeit angeregt werden. Im Allgemeinen bewirkt jedoch ein constanter Strom nur bei seiner Schliessung und eventuell auch bei der Oeffnung eine einmalige Contraction (Schliessungs- und Oeffnungszuckung) quergestreifter Muskeln, und zwar ebensowohl bei directer wie bei indirecter Reizung vom Nerven aus. Ganz dieselbe Wirkung hat nun unter Umständen auch der unterbrochene Strom.

Bernstein (20) hat zuerst beobachtet, dass bei einer gewissen Frequenz (etwa 900 pro Sekunde) und nicht zu grosser Intensität der dem N. ischiad. des Frosches zugeführten Inductionsströme statt eines Tetanus eine einmalige, rasch verlaufende „Zuckung“ des M. gastrocnemius, eine sogenannte „Anfangszuckung“, auftritt; dieselbe ist am deutlichsten bei den schnellsten Unterbrechungen des primären Kreises, wird dann mit abnehmender Reizfrequenz schwächer und verschwindet unterhalb einer gewissen Grenze (200—300 Reize pro Sekunde) gänzlich. Die Erscheinung tritt ebenso wie bei indirecter auch bei directer Reizung curarisirter Muskeln auf. Nach Grünhagen (21) und Engelmann (22) erfolgt unter Umständen auch am Schluss der tetanisirenden Reizung eine „Endzuckung“, welche demnach der Oeffnungszuckung bei Reizung mit dem Kettenstrom

entsprechen würde. Die Untersuchung der Wirkungen sehr hoher Reizfrequenzen auf Muskeln (und Nerven) hat vielfach zu widersprechenden Resultaten geführt, weil die Herstellung elektrischer Reize von sehr hoher Zahl in der Zeiteinheit grossen technischen Schwierigkeiten begegnet, sobald völlige Gleichmässigkeit der Stärke und Aufeinanderfolge der Reize gefordert wird. Weder die Anwendung von Schleifcontacten, noch auch die Schliessung in Quecksilber bietet in dieser Beziehung hinreichende Garantie. Auch Kronecker's „akustischer Stromunterbrecher" (14), bei welchem die durch Anreiben bewirkten Longitudinalschwingungen eines magnetisirten Eisenstabes Inductionsströme in einer übergeschobenen Drahtspule erzeugen, versagt nach Roth (23) bei sehr hohen Reizfrequenzen (über 4000 Schwingungen). Mit gutem Erfolge bediente sich neuerdings Roth (l. c.) des Mikrophons, um in zuverlässiger Weise elektrische Reize von hoher, regelmässig und genau controllirbarer Frequenz zu erzielen. Pfeifen von verschiedener Tonhöhe wurden durch einen Gasmotor angeblasen, während sich im primären Stromkreis ein Trockenelement von der Kraft eines Leclanchèr befand. Bei indirecter Reizung eines Froschgastrocnemius vom Nerven aus sah Roth den Tetanus schwinden, wenn bei der gegebenen Stromstärke des Blake-Mikrophons 5000 Reize pro Sekunde durch eine Pfeife von 2500 Schwingungen ausgelöst wurden. Die Grenze für directe Erregung des Muskels liegt unter sonst gleichen Umständen um etwa 300 Reize tiefer. v. Kries (24) bediente sich, um Stromoscillationen hoher Frequenz zu erhalten, inducirter Ströme, welche entstehen, wenn zwischen der freien Fläche des Eisenkerns einer Drahtrolle und dem gerade gegenüber liegenden Pol eines kräftigen Elektromagneten eine Scheibe rotirt, deren Peripherie abwechselnd aus Eisen und einer nicht magnetischen Substanz (Messing) besteht. Da jeder Eisenzahn der Scheibe im Vorübergang sofort magnetisch wird, so ändert sich dadurch zugleich der Magnetismus des Eisenkerns der Rolle, wodurch ein Strom inducirt wird. Die Frequenz der Stromoscillationen ist gleich der Zahl der Eisenstücke, welche in der Zeiteinheit zwischen Eisenkern und Magnetpol durchlaufen. (Einen ähnlichen Apparat hat später auch Grützner construirt.)

Sowohl Roth wie v. Kries zeigten, dass eine obere Grenze der Reizfrequenz, bei welcher noch Tetanus erzeugt wird, nur als eine relative existirt. „Für jede Stromintensität, die als Schwankungsbreite eines oscillatorischen Vorganges gegeben ist, würde sich eine Frequenz angeben lassen, welche nur überschritten zu werden braucht, um den Reizeffect verschwinden zu lassen" (v. Kries). Man muss daher, um Tetanus zu erhalten, mit der Intensität steigen, wenn man mit der Frequenz steigt, andernfalls tritt die Erscheinung der Anfangszuckung hervor, welche Roth als einen sehr kurz dauernden Tetanus auffasst, während sie Schoenlein (25) als eine durch Summirung an sich unwirksamer Reize entstandene einfache Zuckung bezeichnet. Auch v. Kries (l. c.) findet den zeitlichen Verlauf der Anfangszuckung durchaus mit dem einfacher Inductionszuckungen übereinstimmend. Lässt man in einem gegebenen Fall die Frequenz constant und schwächt allein die Stromesintensität, so gewahrt man nahezu dieselben Erscheinungen wie vorher (Kraft 26). Eine der „Anfangs"- und „Endzuckung" bei sehr frequenter rhythmischer Reizung analoge Erscheinung beobachtete Engelmann (6) auch am glattmuskeligen Urbter

des Kaninchens, indem hier „die Beendigung einer Folge periodisch wiederkehrender kurzer Reize wie Oeffnung eines constanten Stromes wirkt, ebenso wie die Schliessung schnell auf einander folgender Stromstösse wie Schliessung eines constanten Stromes wirkte". Aehnliche Beobachtungen habe ich selbst am Schliessmuskel von Anodonta gemacht (27). Auch am Herzmuskel lässt sich ein der Anfangszuckung entsprechendes Phänomen beobachten. „Lässt man eine Reihe von Reizen (Inductionsschlägen), die in Pausen von zwei oder mehr Sekunden jedes Mal Zuckung geben würden, also unfehlbar wären, in Intervallen von weniger als einer Secunde auf die abgeschnittene Herzkammer einwirken, so folgt nur dem ersten Reiz eine Systole, den späteren höchstens eine schwache örtliche Wirkung" (Engelmann 22).

Kehren wir nun nochmals zur Betrachtung des stetigen, vollkommenen Tetanus zurück, so fragt es sich zunächst, ob der Erregungszustand des Muskels dabei wirklich ein stetiger ist, wie es nach Betrachtung der Curve den Anschein hat, oder ob nichtsdestoweniger discontinuirliche Zustandsänderungen nachweisbar sind, die sich bei der gewöhnlich geübten Art, dieselben darzustellen, nur nicht durch entsprechende Gestaltveränderungen äussern. Man kann sich vorstellen, dass die contractilen Elemente des Muskels durch die mit einer gewissen Geschwindigkeit einander folgenden Reize in eine neue Gleichgewichtslage versetzt und in derselben erhalten werden, solange die Reizung dauert, oder man kann annehmen, dass nicht nur die Reizung, sondern auch die Muskelzusammenziehung selbst ein discontinuirlicher Vorgang ist, indem jedem Reizstosse eine schwingende Bewegung kleinster Theilchen der Muskelfaser entspricht. In der That lassen sich zwingende Gründe dafür beibringen, dass der Tetanus auf elektrischem Wege discontinuirlich ist trotz scheinbarer Stetigkeit.

Berührt man einen in heftigem Tetanus befindlichen Muskel oder besser eine ganze Extremität, so fühlt man leicht ein Vibriren, welches durch feine graphische Hülfsmittel sowohl objectiv dargestellt werden kann, wie es auch subjectiv durch das sogenannte Muskelgeräusch oder den Muskelton vernehmbar und an dem Flimmern auf der glänzenden Oberfläche eines tetanisch contrahirten Muskels, welches Brücke (28) sogar am passend beleuchteten Arm eines Mannes durch die Hautdecken wahrgenommen hat, erkennbar ist. Helmholtz hat eine objective Darstellung der Schwingungen des tetanisirten Muskels dadurch erzielt, dass er Uhrfedern oder Papierblättchen an einem elastischen Brettchen befestigte und dieses dem Muskel anlegte (29). Die federnden Blättchen mussten in Mitschwingung gerathen, wenn ihre eigene Schwingungsperiode mit der des tetanischen Muskels übereinstimmte. Auch ein an die Sehne eines solchen befestigter, straff gespannter Faden kommt, wie Engelmann zeigte (22), in longitudinale Schwingungen, die einem leichten, beweglichen Schreibhebel merkliche Stösse ertheilen können. Da rasche Schwingungen (z. B. von Stimmgabeln) durch Luftkapseln vollkommen treu übertragen werden, so können auch, ohne dass erhebliche Längenänderungen des Muskels vorhanden sind, die schnellen Erzitterungen desselben im Tetanus durch derartige Vorrichtungen (wie z. B. die Pince myographique von Marey) den Schreibhebel mit verhältnissmässig grossen Amplituden schwingen lassen (Kronecker und Hall, 3, und v. Limbeck 30).

Die besprochenen Thatsachen gewinnen ein noch erhöhtes Interesse mit Rücksicht auf die vielumstrittene Frage, ob die natürliche, willkürlich oder reflectorisch ausgelöste, dauernde Contraction quergestreifter Muskeln ebenfalls durch rhythmisch sich wiederholende Reizimpulse bedingt wird, wie der künstliche Tetanus.

Schon Wollaston (1810) und Ermann (1812) haben den Versuch gemacht, das Muskelgeräusch für die Beantwortung der angeregten Frage nach der discontinuirlichen Natur der willkürlichen Muskelzusammenziehung zu verwerthen (Martius 31). Später hat Helmholtz dieselbe Erscheinung genauer untersucht. Er ging, wie Ermann, von der Beobachtung aus, dass, wenn man des Nachts bei verstopften Ohren die Kaumuskeln stark contrahirt, „ein dumpfes, brausendes Geräusch entsteht, dessen Grundton durch vermehrte Spannung nicht wesentlich verändert wird, während das damit vermischte Brausen stärker und höher wird". Helmholtz fand dann, als er seinen eigenen Masseter direct und die Armmuskeln eines jungen Mannes vom N. medianus aus künstlich mittels eines in einem anderen Zimmer stehenden Inductionsapparates tetanisirte, dass statt des normalen Muskelgeräusches der Ton der stromunterbrechenden Feder aus dem Muskel heraustönte. Dies beweist unmittelbar, dass im Innern des Muskels Schwingungen vor sich gehen müssen, so scheinbar stetig auch die Form desselben verändert ist, und dass jedem einzelnen Reize in der That eine Schwingung entspricht; denn wenn man die Zahl der Reize verändert, so ändert sich auch die Höhe des Muskeltones, die innerhalb gewisser Grenzen immer genau der Reizfrequenz entspricht. Wenn man dennoch an dem tetanisirten Muskel keine Gestaltveränderungen bemerkt, so kann dies nur daher rühren, dass Schwingungen der kleinsten Theilchen stattfinden, während die äussere Form sich nicht merklich ändert, etwa wie ein in Longitudinalschwingungen befindlicher Stab tönt, ohne dass äusserlich eine Formänderung sichtbar ist. Uebrigens würde, wie Hermann hervorhebt, das Muskelgeräusch auch erklärbar sein, wenn der periodische Vorgang im tetanisirten Muskel durchaus kein grob mechanischer wäre, indem die später zu besprechenden rhythmischen Actionsströme an sich hierzu genügend erscheinen.

Die Versuche von Helmholtz lassen bereits auf einen hohen Grad von Beweglichkeit der kleinsten Theilchen quergestreifter Muskeln schliessen, denn er beobachtete bei elektrischem Tetanisiren durch 240 Einzelreize pro Sekunde noch immer einen deutlichen Muskelton von entsprechender Höhe. In der Folge suchte dann Bernstein (33) festzustellen, wie weit man überhaupt gehen dürfe, um noch einen deutlichen Muskelton zu hören, bis zu welcher Grenze also die Muskelelemente beim elektrischen Tetanus der Schnelligkeit der einwirkenden Reize folgen. Mit Hülfe des akustischen Stromunterbrechers (bei welchem eine verschieden gespannte schwingende Feder den Kreis der primären Spirale öffnet und schliesst) reizte er den Wadenmuskel des Kaninchens theils direct, theils vom Nerven aus und überzeugte sich, dass der Muskelton eine bedeutende Höhe erreichen kann, indem ein Ton von 748 Schwingungen noch laut, ein solcher von 933 Schwingungen wenigstens leise gehört wurde. Bei einer Frequenz von 1056 Reizen pro Sekunde war jedoch nur noch ein um eine Quinte oder Octave tieferer Ton vernehmbar. Viel

tiefer würde nach Lovèn (34) die Grenze der Reactionsfähigkeit der Kaninchenmuskeln liegen. Mit Berücksichtigung aller Cautelen hörte er am M. tibialis anticus bei Reizung vom Nerven aus mit sehr schwachen Inductionsströmen von einer Frequenz von 330—380 pro Sekunde einen Ton, welcher fast immer schon deutlich eine Octave tiefer war, als der Ton des Interruptors; derselbe verschwand bei weiterer Steigerung der Stromstärke, um schliesslich bei einer gewissen Intensität wieder hervorzutreten, und zwar unison mit dem erregenden Ton. In einzelnen Fällen traten bei mittelstarker Reizung beide Octaven bald gleichzeitig, bald mit einander abwechselnd hervor. Niemals liess sich dagegen ein wahrer Muskelton bei einer höheren Reizfrequenz als 880 pro Sekunde entsprechend dem a'' vernehmen, wobei die Muskeln das a', d. h. die tiefere Octave, angaben. Bei höheren Reizfrequenzen ist nur ein dumpfes Muskelgeräusch, aber kein entsprechender Ton hörbar. Versuche, bei welchen der N. ischiadicus mittels des Telephons tetanisch gereizt wurde, lieferten analoge Resultate. Bei fortschreitender Veränderung der Tonhöhe durch Hineinsingen der Skala von g (198 Schwingungen) zu g' (396 Schwingungen) hörte Lovèn von dem Muskel ganz deutlich die ganze Skala bis zum c' (264 Schwingungen); das d' war sehr undeutlich, e', fis' und g' dagegen riefen wieder sehr deutliche Muskeltöne hervor, aber diese gehörten der tieferen Octave an. Kronecker und Stirling (14) hatten angegeben, dass bei Reizung des weissen Wadenmuskels vom Kaninchen mit Hülfe einer in das Schlitteninductorium eingeschalteten König'schen Stimmgabel (180 Schwingungen) oder mittels des schnell vibrirenden Wagner'schen Hammers der der Schwingungszahl des Unterbrechers entsprechende Ton mit allen Eigenthümlichkeiten seiner Klangfarbe gehört werde, „wie wenn die Zuleitungsdrähte Schallleiter wären". Auch diese Angabe vermochte Lovèn nicht zu bestätigen. Stets, auch bei Reizung mit dem angesungenen Telephon, „war der Muskelton auffallend dumpf und klanglos", und es wurde nur der Grundton oder dessen tiefere Octave wiedergegeben, nicht aber die Obertöne. Auch nach den Beobachtungen von Wedenski (35), die sich allerdings auf die Wahrnehmbarkeit der Actionsströme des tetanisirten Muskels mittels des Telephons beziehen, deren Einzelheiten später mitgetheilt werden sollen, scheint die Fähigkeit des quergestreiften Muskels, sehr frequente Reize durch entsprechende, rhythmisch wechselnde Zustandsänderungen anzuzeigen, eine begrenzte zu sein. Bevor jene obere Grenze der Frequenz rhythmischer Reize erreicht ist, bei welcher der Muskel nur mehr mit einem dumpfen, nicht musikalischen Geräusch antwortet, erleidet auch die Anfangs geltende Regel eine Ausnahme, dass die Tonhöhe der Reizfrequenz entspricht, indem ein um eine Octave, Quinte oder sogar zwei Octaven tieferer Ton auftritt. Nach Wedenski besteht ein vollständiger Parallelismus zwischen den elektrischen Schwankungen und den mechanischen (tönenden) Vibrationen des Muskels, in dem Sinne, dass die Höhe des gehörten Tones in beiden Fällen dieselbe ist. Jede sehr frequente Reizung beantwortet der Muskel mit einem eigenthümlichen Geräusch, aber nicht mit einem Ton von entsprechender Höhe. Für Warmblütermuskeln liegt diese Grenze etwa bei 1000 Reizen pro Sekunde; für Froschmuskeln aber viel tiefer; diese hören nach Wedenski schon bei etwa 200 Reizen pro Sekunde auf, einen der Reizfrequenz entsprechenden Ton zu geben; Lovèn

konnte vom Wadenmuskel des Frosches einen mechanischen (durch Vibrationen bedingten) Ton überhaupt nicht hören, selbst wenn die empfindlichsten Hülfsmittel angewendet wurden. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass die Fähigkeit der Muskeln, bei rhythmischer Reizung einen musikalischen Ton hervorzubringen, um so höher entwickelt ist, je beweglicher der Muskel ist, d. h. je rascher er zuckt (Vogelmuskeln werden voraussichtlich bis zu sehr hohen Frequenzen folgen können; weisse Säugermuskeln scheinen nach Kronecker und Stirling [l. c.] den rothen in dieser Beziehung weit überlegen zu sein; Schildkrötenmuskeln tönen wohl kaum oder nur bei relativ niederer Reizfrequenz). So zeigt sich auch, dass die Fähigkeit eines Muskels, zu tönen, erhebliche Veränderungen erleidet, wenn durch irgendwelche Einflüsse die Beweglichkeit der kleinsten Theilchen vermindert wird. Dies gilt vor Allem von der Ermüdung, auf deren Einfluss es zurückzuführen ist, dass ein Muskel, der im Beginn der Reizung einen Ton von entsprechender Höhe liefert, später einen tieferen und schliesslich nur noch ein unbestimmtes Geräusch giebt (Wedenski l. c.). Der Charakter des Muskeltones hängt endlich auch von der Intensität der Einzelreize ab; ist dieselbe sehr gering, so tritt trotz ausreichender Frequenz an Stelle des musikalischen Tones bei maximaler Reizstärke ein unbestimmtes Geräusch.

Der Umstand, dass bei directer Reizung vom Nerven aus der Muskelton nicht immer der Reizfrequenz entspricht, macht nun offenbar auch den Schluss auf den Rhythmus der centralen Innervation aus dem natürlichen Muskelgeräusch unsicher. Es wurde schon oben erwähnt, dass Muskeln, welche man willkürlich in kräftige und anhaltende Contraction versetzt, ein dumpfes, brausendes Geräusch hören lassen. Es ist schwer, die Höhe des Grundtones desselben zu bestimmen, weil er an der Grenze der wahrnehmbaren Töne liegt. Helmholtz schätzte ihn für seine Kaumuskeln zu 36—40 Schwingungen pro Sekunde. Vorher hatte bereits Wollaston versucht, die Frequenz der Schwingungen seiner willkürlich contrahirten Armmuskeln zu bestimmen, indem er den Arm auf ein gekerbtes Brett stützte, über welches ein abgerundetes Holz mit solcher Geschwindigkeit hinweggeführt wurde, dass das Geräusch gleiche Höhe mit dem Muskelgeräusch hatte. So fand er, dass die Frequenz des letzteren zwischen 20—30 Schwingungen lag. Mit Hülfe der mitschwingenden federnden Blättchen fand Helmholtz später, dass bei willkürlicher Innervation ein starkes, leicht sichtbares Mitschwingen eintrat, wenn die Feder auf etwa 18—20 Schwingungen eingestellt war.

Aus diesen Versuchen scheint somit hervorzugehen, dass die Schwingungszahl der natürlichen Muskelvibration des Menschen nicht 30—40, sondern nur 18—20 beträgt. Was man daher als Muskelton hört, würde nur der erste Oberton der wahren Muskelvibration sein, deren Grundton nicht mehr im Bereiche der hörbaren Töne liegt; er entspricht nach Helmholtz dem C der sechzehnfüssigen offenen Orgelpfeifen und ist wie dieser Ton ein Resonanzton des Ohres. Man kann daher das bei willkürlicher Anspannung der Muskeln unmittelbar hörbare Geräusch nicht benutzen, um aus seiner Höhe directe Schlüsse auf die Frequenz der centralen Erregungsimpulse zu ziehen. Dass aber trotzdem die Periode der natürlichen Erregung vom Centralorgan aus etwa um 18—20 pro Sekunde liegt, schien durch die objectiven Resonanzversuche an mitschwingenden

Federn, sowie durch eine Beobachtung von Du Bois-Reymond sichergestellt zu sein, derzufolge ein ganz ähnliches Geräusch wie bei willkürlicher Innervation auch bei künstlichem Tetanisiren gehört wird, wenn die Ströme nicht dem Nerven oder Muskel direct, sondern dem Rückenmark zugeführt werden. Man hört unter diesen Umständen nach Du Bois-Reymond nicht den Ton der Stromoscillationen, sondern einen tieferen, welcher seinem ganzen Charakter nach dem Muskelgeräusch entspricht. Bei objectiver Registrirung der Dickenschwankungen des blossgelegten Musculus biceps femoris des Kaninchens mittels Marey'scher Luftkapseln kamen Kronecker und Stanley Hall (3) zu ganz entsprechenden Resultaten. In Uebereinstimmung mit den Angaben von Helmholtz und Du Bois-Reymond zeigte die vom Muskel gewonnene Curve nur 20 seichte Wellen, wenn die Zahl der dem Rückenmark zugeführten Reize etwa 43 pro Sekunde betrug. Es schien hiernach auch objectiv festgestellt, dass das Centralorgan (Rückenmark) nicht nur seinen eigenen, ihm unter allen Umständen zukommenden Innervationsrhythmus besitzt, sondern dass auch die Zahl der ausgesendeten Impulse mit der Zahl der Schwingungen des natürlichen Muskeltones im Allgemeinen übereinstimmt. Wesentlich niedriger fanden Horsley und Schäfer (36) die Zahl der Muskelvibrationen bei tetanisirender Reizung der Hirnrinde, des Stabkranzes oder des Rückenmarkes, indem die Durchschnittszahl der Schwingungen nur 10 betrug, wenn die Reizfrequenz höher als 10 pro Sekunde war; diesem geringen Werthe entsprachen auch die Befunde bei willkürlicher Dauercontraction, und ebenso würde es sich nach Canney und Tunstall (37) beim Menschen verhalten (vergl. auch Griffitsh 38).

Auch v. Kries (39) gelangte zu ähnlichen Resultaten. Er benutzte einen dem Marey'schen Sphygmographen nachgebildeten Apparat: „Ein federndes Stahlplättchen ist an einem Ende fixirt, das andere freie Ende trägt auf der einen Fläche ein circa 2 cm langes Holzstäbchen, an welchem die auf den Muskel aufzusetzende kleine Pelotte, ein dünnes Holzplättchen von 1 cm Durchmesser, befestigt ist; auf der andern Fläche der Stahlfeder sitzt eine Schneide, welche ganz wie beim Marey'schen Sphygmographen die Bewegungen der Feder mit starker Vergrösserung auf einen sehr leichten Schreibhebel überträgt." Wird die Hand des gehörig fixirten Armes kräftig zur Faust geballt, so erhielt v. Kries von der Beugemuskulatur am Unterarm Curven wie (Fig. 62 *a*), deren Periodicität im Rhythmus von 11,8 pro Sekunde deutlich erkennbar ist. Noch langsamer erfolgten die Oscillationen bei andern Muskeln, so am Deltoïdeus (Halten eines Gewichtes bei horizontal gestrecktem Arm) im Rhythmus von 9,6 pro Sekunde, bei Plantarflexion des Fusses sogar nur 7,7. Es scheint demnach, dass die bisher fast allgemein für den Rhythmus der centralen Innervation angenommene Zahl von 18—20 Impulsen pro Sekunde zu hoch gegriffen ist, und dass sie bei langsamen Bewegungen oder dauernder Zusammenziehung im Allgemeinen auf 8—12 pro Sekunde veranschlagt werden kann. Im Uebrigen muss aber, wie Kries hervorhebt, sowohl der Rhythmus der physiologischen Innervation wie auch der zeitliche Verlauf der einzelnen Impulse innerhalb ziemlich weiter Grenzen wechseln können, denn „wenn die Dauercontractionen, die unser Wille hervorbringt, durch 11—12 Innervationsanstösse pro Sekunde bewirkt werden, und wenn andererseits wir

auch im Stande sind, 11 Einzelbewegungen in der Sekunde auszuführen (Clavierspiel), wobei doch nothwendig dieser Rhythmus in den Innervationsvorgängen auch vorhanden sein muss: so wird schon gefolgert werden können, dass in beiden Fällen trotz der übereinstimmenden Periode die Innervationen doch noch sehr wesentlich verschieden gewesen sein müssen" (v. Kries l. c.).

Wie schon Brücke (28) hervorhob, ist es höchst unwahrscheinlich, dass es willkürliche Muskelbewegungen giebt, welche nur durch einen einzigen, einfachen, vom Gehirn ausgehenden Reizimpuls veranlasst werden. Unter allen Umständen handelt es sich auch bei den kürzesten willkürlichen „Zuckungen" um kurze Tetani. Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass nach Baxt (14, p. 26) „eine willkürliche, möglichst einfache Contraction (Anschlag mit einem Finger) ziemlich genau doppelt so lange Zeit dauert, als die gleiche, durch einen einzelnen Inductionsschlag ausgelöste Bewegung". Auch v. Kries bestätigte dies und konnte ausserdem bei graphischer Verzeichnung der Thätigkeit der Beugemuskeln bei schnellster rhythmischer Bewegung des Mittelfingers oder der ganzen Hand (9 pro Sekunde) ganz deutlich kleine, den grösseren Wellen aufgesetzte Oscillationen darstellen, deren Intervall etwa $^1/_{36}$ Sekunde betrug (Fig. 62 *b*).

Fig. 62. Oscillationen bei willkürlicher Muskelthätigkeit. *a* bei angestrengter Dauercontraction der Vorderarmmuskeln (Ballen der Hand zur Faust); die Feder an der Volarseite des Unterarmes angelegt. *b* Thätigkeit der Beugemuskulatur bei schnellen rhythmischen Beugebewegungen des Mittelfingers. (Nach v. Kries.)

Wenn hierbei wirklich jede Täuschung durch Eigenschwingungen ausgeschlossen war, so wird man nicht umhin können, mit Kries anzunehmen, dass die Rhythmik der Anschwellungen des Muskels hier wie in anderen Fällen den Rhythmus der ihn treffenden Innervationsanstösse anzeigt. Bei rasch auf einander folgenden kurzen Bewegungen würden wir uns daher die Vorgänge der Innervation so vorzustellen haben, „dass unser Wille über Reizcombinationen verfügt, in welchen die Einzelanstösse sehr schnell folgen, und jedesmal einer an Stärke bedeutend überwiegt". Die oben erwähnte Verbreitung und die Verschiedenheit des physiologischen Verhaltens der flinken und trägen Muskelfasern legt den Gedanken sehr nahe, dass bei langsamen und raschen Bewegungen zugleich auch eine Innervation functionell verschiedener Elemente stattfindet, umsomehr als partielle Innervationen eines und desselben Muskels zweifellos vorkommen. Zu Gunsten einer solchen allerdings noch weiterer Untersuchung bedürftigen Annahme liesse sich vielleicht auch der von v. Kries betonte Umstand geltend machen, dass die höchsten Frequenzen der Innervationsanstösse nicht stattfinden, wenn es sich um die Entwickelung möglichster Kraft,

sondern wenn es sich um eine möglichst grosse Beweglichkeit handelt. „Die stärksten Anstrengungen werden mit niedriger Reizfrequenz (10—12 pro Sekunde) bewirkt."

Wenn schon die zuletzt besprochenen Erfahrungen ganz entschieden gegen die Annahme eines constanten, unveränderlichen „Eigenrhythmus" der nervösen Centralorgane sprechen, so gilt dies nicht minder auch hinsichtlich der Beobachtungen v. Limbeck's über die Zahl der Oscillationen, welche ein Muskel bei künstlicher Reizung des Gehirns oder Rückenmarks mit Inductionsströmen von wechselnder Frequenz erkennen lässt (30). Sowohl beim Warmblüter (Hund, Kaninchen) wie beim Kaltblüter kann man die Zahl der in der Zeiteinheit auf das Centralorgan einwirkenden Reize innerhalb weiter Grenzen variiren, ohne dass die erregten Muskeln aufhören, im gleichen Rhythmus Oscillationen (Längen- oder Dickenschwan-

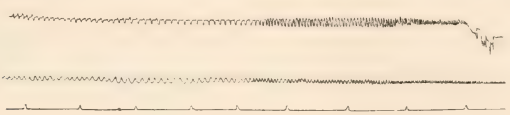


Fig. 63. Tetanuscurve vom Kaninchen bei directer Reizung des Rückenmarkes. Die Reizfrequenz variirt zwischen 10 und 34 p. Sek. (Nach v. Limbeck.)

Fig. 64. Muskeloscillationen bei Strychnintetanus (Frosch); *a* Anfang, *b* Ende der Curve. (Nach v. Limbeck.)

kungen) auszuführen. Besonders anschaulich ergiebt sich dies aus der beistehenden Curve (Fig. 63), welche, durch directe Reizung des Rückenmarks eines Kaninchens gewonnen, auf das allerdeutlichste erkennen lässt, wie mit der Zahl der dem Centrum zufliessenden Reize auch die Zahl der Contractionen des Muskels pro Sekunde zunimmt. Durch langsames Anspannen der Feder am Neff'schen Hammer des Inductionsapparates wurde hier die Reizfrequenz zwischen 10 und 34 variirt, wobei die Uebereinstimmung der Zahl der Einzelcontractionen (Oscillationen) des Muskels eine so grosse ist, dass Anfangs sogar die Wirkungen der Schliessungs- und Oeffnungsschläge an der Curve sichtbar sind, wie die kleineren und grösseren Zacken erkennen lassen. Zu demselben Resultate führten auch Versuche, bei welchen reflectorisch eine Dauercontraction der Muskeln erzeugt wurde (centrale Reizung des N. ischiadicus der andern Seite). Bei

Reizfrequenzen, wie sie Kronecker und Stanley Hall (43 pro Sekunde), sowie Horsley und Schäfer verwendet haben, konnte v. Limbeck niemals Oscillationen am Myogramm erkennen; die Curven verliefen vielmehr vollkommen glatt. Dagegen treten sowohl beim Frosch wie beim Kaninchen sehr deutliche, in ihrem Rhythmus jedoch auffallend verschiedene Oscillationen beim Strychninkrampf hervor. Wie (Fig. 64) zeigt, schwankt die Zahl derselben beim Frosch pro Sekunde zwischen 3 und 9, während sie beim Kaninchen (Fig. 65) 10—19 beträgt. Gegen Ende des Anfalles werden di Oscillationen allmählich seltener und bilden oft eigenthümliche Gruppen (Fig. 65).

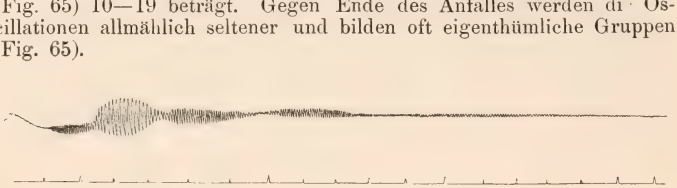


Fig. 65. Strychnintetanus beim Kaninchen. (Nach v. Limbeck.)

LITERATUR.

1. **Helmholtz**, Monatsber. der Berliner Academie. 1854. p. 328.
2. **v. Kries**, { Berichte d. naturforsch. Ges. zu Freiburg. II. Bd. Heft 2. 1886. / Du Bois Arch. 1888. p. 538.
3. **Kronecker** und **Hall**, Du Bois Arch. 1879. Suppl.
4. **Ch. Richet**, Physiol. des muscles et des nerfs. Paris 1882.
5. **S. v. Basch**, { Sitzungsber. der kais. Acad. der Wiss. math.-phys. Klasse. 79. Abth. III. 1879. / Du Bois Arch. 1880. p. 283. — **Kronecker**, Du Bois Arch. 1879. p. 379 und 1880. p. 285 f. — **Ehrmann**, Med. Jahrbücher. Wien 1883. p. 141.
6. **Engelmann**, { Pflügers Arch. 29. 1882. p. 453. / Pflügers Arch. 3.
7. **Chr. Bohr**, Du Bois Arch. 1882. p. 233.
8. **Rollett**, Denkschriften der math.-phys. Klasse der kais. Academie der Wiss. in Wien. LIII. p. 194 ff.
9. **Kohnstamm**, Du Bois Arch. 1893. p. 125.
10. { **v. Frey**, Du Bois Arch. 1887. / **v. Kries**, Du Bois Arch. 1886.
11. **Grützner**, Pflügers Arch. 41. Bd. p. 277.
12. v. **Frey**, Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig zu seinem 70. Geburtstage gewidmet von seinen Schülern.
13. **Ranvier**, Arch. de Physiol. norm. et pathol. 1874.
14. **Kronecker** und **Stirling**, Du Bois Arch. 1878. p. 1.
15. **Grützner**, Breslauer med. Zeitschr. 1886. No. 1.
16. **A. Fick**, Pflügers Arch. 41. Bd. p. 176 ff.
17. **Marey**, Traveaux du Laboratoire. 2. 1876. — **Strömberg** und **Tigerstedt**, Mitth. vom physiol. Laborat. zu Stockholm. V. 1888. — **Dastre**, Journ. de l'anat. et de la physiol. 1882. — **Gley**, Arch. de physiol. 1890. p. 439.

18. { **Ranvier,** Leçons de l'anat. gen. 1877—78. p. 63.
{ **H. de Varigny,** Arch. de Physiol. 1886.
19. **Schoenlein,** Du Bois Arch. 1882. p. 369.
20. **Bernstein,** Unters. über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsystem. Heidelberg 1871. p. 100 ff.
21. **Grünhagen,** Pflügers Arch. VI. p. 157.
22. **Engelmann,** { Pflügers Arch. IV. p. 3.
{ Pflügers Arch. XVII. p. 85 Anmerk.
23. **Roth,** Pflügers Arch. 42. Bd. 1888.
24. **v. Kries,** Verhandl. der naturforsch. Ges. zu Freiburg. VIII. 2.
25. **Schoenlein,** Du Bois Arch. 1882. (Zur Natur der Anfangszuckung.)
26. **H. Kraft,** Pflügers Arch. 44. Bd. p. 353.
27. **Biedermann,** Sitzungsber. der Wiener Acad. XCI. III. Abth. 1885. p. 29 ff.
28. **E. Brücke,** Sitzungsber. der Wiener Acad. LXXV. 1877.
29. **v. Helmholtz,** Wiss. Abhandl. II. p. 929.
30. **v. Limbeck,** Arch. für Pathol. und exper. Pharmakologie. 25. Bd. p. 171.
31. **Martins,** Du Bois Arch. 1883. p. 571.
32. **Hermann,** Handbuch I. 1. p. 51.
33. **Bernstein,** Pflügers Arch. 11. Bd. p. 191.
34. **Ch. Lovén,** Du Bois Arch. 1881. p. 363.
35. **Wedensky,** { Arch. de Physiol. par Brown-Sequard. 1891.
{ Du Bois Arch. 1883. p. 317.
36. **Horsley** und **Schäfer,** Journ. of Physiol. VII. p. 96.
37. **Canney** und **Tunstall,** Journ. of Physiol. VI.
38. **Griffitsh,** Journ. of Physiol. IX. p. 39.
39. **v. Kries,** Du Bois Arch. 1886. Suppl.

VIII. Das Leitungsvermögen der Muskeln.

Hinsichtlich des Vermögens, einen örtlich ausgelösten Erregungsvorgang weiter zu leiten, macht sich im allgemeinen ein bemerkenswerther Gegensatz geltend zwischen dem nicht weiter differenzirten, durch fliessende (amöboïde) Bewegung ausgezeichneten Protistenplasma und den aus diesem sich differenzirenden contractilen Fibrillen. Während locale, möglichst begrenzte Reizung dort in der Regel auch nur locale Wirkungen zur Folge hat, die sich im günstigsten Falle nur über die nächste Nachbarschaft ausbreiten, finden wir das Leitungsvermögen fibrillär differenzirter Theile fast immer sehr hoch entwickelt. Ob man es bei den durch eine besondere Art von „Zellenleitung" vermittelten Reizbewegungen gewisser Pflanzen um eine von Zelle zu Zelle fortschreitende Uebertragung der Reizursache (Dehnung, Zerrung) in Folge von Turgorschwankungen, etwa vergleichbar der Uebertragung in Carchesium-Stöcken, deren einzelne Individuen nicht in plasmatischer Verbindung unter einander stehen, oder des Erregungsvorganges selbst (der Plasmaveränderungen) zu thun hat, scheint in den meisten Fällen noch nicht genügend festgestellt zu sein. Letzterenfalls (etwa im Gewebe des reizbaren Wulstes von Mimosa) würde es sich um eine für ungeformtes Plasma auffallend rasche Reizleitung handeln, besonders wenn man berücksichtigt, dass die Bewegungsfähigkeit des in Zellen eingeschlossenen pflanzlichen Plasmas im Ganzen nur wenig entwickelt ist, und mit der der freilebenden Amöben etwa auf gleicher Stufe steht. Stets lässt sich aber zeigen, dass mit der Zunahme der Beweg-

lichkeit und der Empfindlichkeit für äussere Reize auch das Leitungsvermögen wächst, eine Thatsache, die sich bei den Protisten unmittelbar aus einer Vergleichung der trägen Rhizopoden mit den lebhaft beweglichen Flagellaten und Ciliaten ergiebt. In der Mehrzahl der Fälle handelt es sich bei den Infusorien allerdings um Reizung von bezw. Leitung in Bewegungsorganoïden (Wimpern, Geisseln), die als fibrillär differenzirte Theile zu betrachten sind; doch scheint auch das Körperplasma selbst in solchen Fällen vielfach eine sehr rasche Reizübertragung vermitteln zu können.

Es scheint, dass die Beeinflussung der Wimperbewegung bei localer Reizung von Ciliaten hierher gehört. Stösst z. B. Paramecium aurelia beim Vorwärtsschwimmen auf ein Hinderniss, so tritt fast im selben Augenblicke ein Schlag sämmtlicher Körpercilien in der der normalen entgegengesetzten Richtung ein, durch welchen das Thier einen kurzen Stoss nach rückwärts erhält, worauf die ursprüngliche Bewegung wieder beginnt. Eine derartige Beeinflussung der Wimpern ohne gleichzeitige Mitbetheiligung der Myoïde ist auch bei nur mit solchen versehenen Ciliaten bisweilen zu beobachten.

Die Contraction der Myoïde selbst, der einfachsten Muskelelemente, die wir kennen, erfolgt in der Regel so schnell, dass eine Analyse des zeitlichen Verlaufes bei örtlicher Reizung nicht möglich erscheint. „Reizt man z. B. ein Spirostomum, das sich wegen seiner gestreckten Gestalt am besten dazu eignet, nur local an einem Ende, so tritt sofort eine Contraction des ganzen Körpers ein, ohne dass man eine zeitliche Differenz in der Contraction des vorderen und des hinteren Endes bemerken könnte.“ „Daraus geht hervor, dass die Reizleitung innerhalb der Myoïde eine ungemein schnelle ist, ebenso wie ja auch der Reizerfolg ohne wahrnehmbares Latenzstadium selbst bei schwächster Reizung dem Reize unmittelbar folgt, während bei dem nicht weiter differenzirten Rhizopodenplasma zwischen Reiz und sichtbarem Reizerfolg fast immer eine erhebliche und jedenfalls merkliche Zeit der latenten Reizung liegt“ (Verworn).

In beiden Beziehungen verhalten sich die Myoïde ganz so wie die höchstdifferenzirten quergestreiften Muskeln, bei welchen wir aber in der Lage sind, ungeachtet der grossen Schnelligkeit der Erregungsleitung den wellenförmigen Ablauf der Contraction mit aller wünschenswerthen Sicherheit zu messen. Die ersten darauf abzielenden Versuche verdanken wir Aeby (1); derselbe bediente sich der graphischen Methode, um den Verlauf der Contractionswelle an zwei verschiedenen Punkten eines Muskels (Gracilis des Frosches) zu bestimmen. Nehmen wir an, es handle sich um einen parallelfaserigen Muskel, der an dem einen Ende local erregt wird, so wird die Folge davon offenbar zunächst eine Contraction (Verdickung) der gereizten Stelle sein, die sich nun mit grosser Geschwindigkeit von dem Reizorte aus durch die ganze Länge des Muskels hindurch fortpflanzt. Zwei beliebige Punkte in der Continuität des Muskels werden daher immer zu verschiedenen Zeiten nacheinander in Contraction gerathen, und so wird es ermöglicht, mittels zweier Schreibhebel, deren jeder durch die Verdickung eines bestimmten Muskelquerschnitts gehoben wird, die Verdickungscurve dieser beiden Querschnitte an einem geeigneten Myographion aufzuzeichnen (Fig. 70). Aus der Grösse der Verschiebung beider auf derselben Abscissenaxe stehenden Curven

lässt sich leicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle berechnen (Fig. 66).

Gleichzeitig mit Aeby kam v. Bezold (1861) (2) zu einem analogen Resultate, aber nach einer ganz verschiedenen Methode. Er

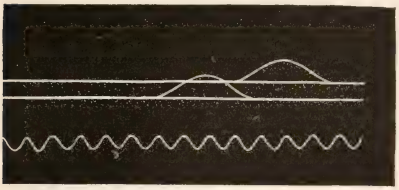


Fig. 66.

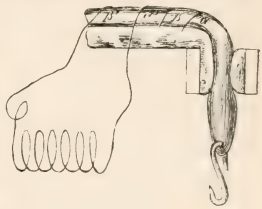


Fig. 67.

Fig. 66. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle im Muskel. Die Grösse der Verschiebung beider (Verdickungs-) Curven dient als Maass. (Nach Marey.)

Fig. 67. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel nach v. Bezold.

Fig. 68. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel nach Bernstein.

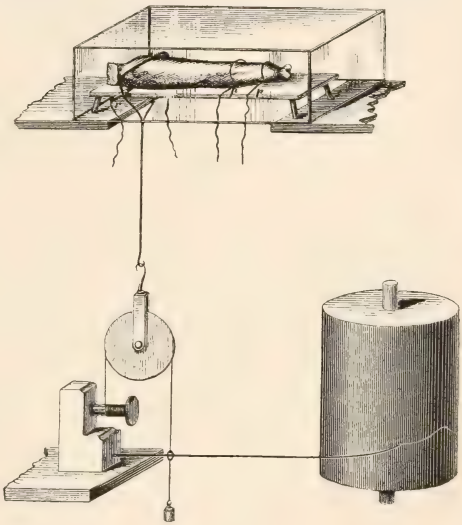


Fig. 68.

liess, indem er einen parallelfaserigen Muskel in der Mitte leicht zwischen Kork klemmte, so dass eine directe Uebertragung der Formänderungen, nicht aber die Fortleitung des Erregungsvorganges gehindert war, nur den untersten Theil (Fig. 67) seine Verkürzung aufschreiben und bestimmte die Zeit zwischen einer Reizung am oberen Ende und dem Beginn der Zuckung des unteren; dieselbe entsprach offenbar der Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der gereizten Stelle bis zu dem ersten Querschnitt jenseits der Klemmstelle. Während sich aus den Versuchen von Aeby und v. Bezold die Leitungsgeschwindigkeit in den quergestreiften Muskelfasern des Frosches nur zu etwa einem

Meter pro Sekunde (1,2—1,6 m) berechnet, ergaben spätere Versuche wesentlich höhere Werthe. So fand Bernstein (3), indem er das Latenzstadium der Verdickungscurve in einem bestimmten Querschnitt des Muskels (die Gruppe des Gracilis und Semimembranosus vom Frosche) mass, wenn einmal die Reizung unmittelbar an der zeichnenden Stelle, und hierauf möglichst entfernt davon erfolgte, Werthe von 3,2—4,4 Meter. Die Versuchsanordnung wird durch die beistehende Figur 68 erläutert. Es handelt sich, wie man sieht, um eine Modification von Aeby's Verfahren, wobei jedoch nicht sowohl die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle selbst, sondern vielmehr die der ihr zu Grunde liegenden Erregung gemessen wird, deren Werth als mit jener identisch angesehen werden.

Da sich die von Aeby und Bernstein benutzten Muskeln Gracilis und Semimembranosus durch je eine sehnige Inscription von allerdings sehr schrägem Verlauf auszeichnen, so dass jeder Muskel sozusagen aus zwei völlig von einander getrennten Theilstücken besteht, deren Erregung unter allen Umständen isolirt bleibt, schien

Fig. 69. (Nach Bernstein.)

es wünschenswerth, die Versuche an geeigneteren Präparaten zu wiederholen. Dies geschah von Seite Hermann's (4), der beide zusammengelegte Sartorien eines curarisirten Frosches benutzte und die Geschwindigkeit der Leitung zu etwa 2,7 Meter bestimmte.

Auf Grund der Versuche von Bernstein lässt sich nun auch ohne Schwierigkeit die Dauer und Länge einer ganzen Contractionswelle bestimmen. Hätten wir einen genügend langen Muskel zur Verfügung, so würden wir bei Reizung am einen Ende das Fortschreiten der Contractionswelle direct mit dem Auge verfolgen können. Dies ist bei der Kürze der benutzbaren Muskelpräparate nicht möglich; wohl aber erhalten wir unter der Voraussetzung einer Zusammensetzung des Muskels aus physiologisch gleichartigen Fasern in der Verdickungscurve irgend eines Querschnitts ein annähernd richtiges Bild von dem Verlauf und der Dauer der Contractionswelle, oder richtiger von dem wechselnden Zustande des betreffenden Muskelelementes, während die Contractionswelle über dasselbe hinwegläuft. Die Dauer der gezeichneten Curve ist darum gleichzeitig die Schwingungsdauer der Contractionswelle. Da die Geschwindigkeit dieser Welle bekannt ist, so lässt sich auch ihre Länge berechnen. Wenn die Welle (w) (Fig. 69) sich in der gezeichneten Lage befindet, so ist sie an der Reizstelle p eben abgelaufen; während ihrer Dauer in p hat sie sich aber bis (l) fortgepflanzt. Nennen wir nun ihre Dauer (D) ihre Länge (L) und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit (G), so hat man $L = G\,D$. Nach Bernstein's Versuchen erhält man für (L) Werthe zwischen 198 und 380 mm.

An contractilen Substanzen, bei welchen das Reizleitungsvermögen wenig entwickelt ist, wie beispielsweise den Rhizopoden (Difflugia), lässt sich bei localer Reizung unmittelbar erkennen, dass die dadurch hervorgerufenen Veränderungen in der nächsten Umgebung der Reizstelle am stärksten ausgeprägt sind und um so schwächer werden, je weiter sie sich überhaupt durch Leitung ausbreiten (Verworn 5). Bei leiser Berührung eines Pseudopodiums von Difflugia mit der Spitze einer Nadel bleiben die Reizerscheinungen (Runzelung und Auspressen einer Aussenmasse) stets local beschränkt. Ist der Reiz stärker, „so erstrecken sich die Erscheinungen schon über das ganze Pseudopodium und treten nach erfolgter Reizung bedeutend schneller und heftiger auf, so dass das betreffende Pseudopodium zum grossen Theil, eventuell ganz eingezogen wird; weiter entfernte Pseudopodien bleiben jedoch auch in diesem Falle noch von dem Retractionsprocess verschont oder retrahiren sich nur ein kurzes Stück und ganz allmählich." Bei sehr starker Reizung kann sich endlich der Contractionsprocess auf alle Pseudopodien erstrecken, so dass schliesslich die ganze Pseudopodienmasse eingezogen wird. „Das gereizte Pseudopodium wird dabei am schnellsten, fast plötzlich, zurückgezogen, während die anderen, je weiter sie abstehen, um so langsamer folgen."

Es ergiebt sich daher, dass stärkere Reize nicht nur einen schnelleren Reizerfolg haben, als schwächere, sondern dass dieselben auch auf weitere Strecken hin fortgepflanzt werden, als schwächere, so dass also der Erfolg mit der Entfernung von der gereizten Stelle abnimmt.

Obschon es von vornherein wahrscheinlich ist, dass dasselbe für die Leitung jedweden Erregungsvorganges in jeder lebenden Substanz gilt, so begegnet doch der directe Nachweis in allen den Fällen grossen Schwierigkeiten, wo die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen erheblichere Grade erreichen, da die Unterschiede bei der geringen Länge der verfügbaren Strecken voraussichtlich verschwindend klein sein werden. Dem ungeachtet ist es Bernstein gelungen, nachzuweisen, dass die Contractionswelle im quergestreiften Froschmuskel bei ihrem Ablauf eine merkliche Schwächung (ein „Decrement") erleidet, worauf es beruht, dass die Verdickungscurve einer direct gereizten Muskelstelle stets höher ausfällt, als wenn man eine entfernte Stelle mit derselben Stromstärke reizt. Es muss hierbei allerdings berücksichtigt werden, dass es sich um Versuche an ausgeschnittenen, also nicht mehr normal ernährten Muskeln handelt, so dass, wie Du Bois-Reymond hervorhob, das beobachtete Decrement ganz wohl eine Absterberscheinung sein könnte. In der That zeigen gewisse, später zu erörternde galvanische Erscheinungen an ganz unversehrten Muskeln, dass hier eine Abnahme der der Contraction vorauseilenden Erregungswelle nicht merklich ist.

Mit Rücksicht auf die ausserordentlich bedeutenden Unterschiede in der Geschwindigkeit des Zuckungsablaufes der quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere und selbst verschiedener Muskeln einer und derselben Thierspecies kann es nicht überraschen, ähnlichen Verschiedenheiten auch hinsichtlich des Leitungsvermögens zu begegnen, denn die Muskelzuckung ist ja im Allgemeinen nur der Ausdruck der von der Reizstelle aus sich über den ganzen Muskel ausbreitenden Contraction. Demgemäss finden wir die Fortpflanzgeschwin-

digkeit der Erregung bezw. Contraction in denselben Fällen und in demselben Sinne verschieden wie den Zuckungsverlauf, so dass man sagen kann, je schneller dieser letztere, desto grösser ist jene und umgekehrt. Nach Messungen von Hermann und Aeby beträgt sie bei Schildkrötenmuskeln im Mittel 0,5—1,8 Meter; da es sich hierbei um den schnell beweglichen Halsretractor handelte, so dürften andere Muskeln desselben Thieres noch geringere Werthe liefern. Bernstein und Steiner (6) haben, wie zu erwarten war, an Warmblütermuskeln (Sternomastoïdeus des Hundes) die Leitungsgeschwindigkeit erheblich grösser als bei Kaltblütern gefunden (3—6 Meter), und aus gewissen, später zu besprechenden Versuchen von Hermann ergeben sich an den Muskeln des lebenden Menschen Werthe, welche zwischen 10 und 13 Meter pro Sekunde schwanken! Rollett (7) verdanken wir Versuche über die

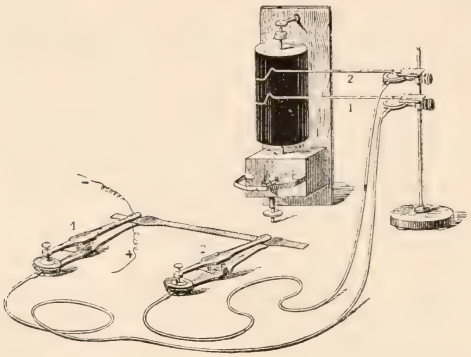


Fig. 70. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Muskelerregung mittels der Pince myographique. (Nach Marey.)

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction an den hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse des Zuckungsverlaufes bekanntlich sehr verschiedenen rothen und weissen Muskeln des Kaninchens. Er benutzte den weissen Musculus semimembranosus und den rothen Cruralis, indem er nach Freilegung derselben eine 30—40 mm lange Strecke zwischen die Pincetten einer Marey'schen Pince myographique nahm (Fig. 70). Dieselben wurden mit je einer Marey'schen Registrirtrommel verbunden, mittels welcher die Verdickungscurven auf einem rotirenden Cylinder aufgeschrieben wurden, auf welchem gleichzeitig auch eine 100 Schwingungen pro Sekunde ergebende Stimmgabel schrieb. Als Reiz wirkte ein Oeffnungs-Inductionsschlag. Die Versuchsthiere waren mit Curare vergiftet. Stets zeigte sich auch hier die der direct gereizten Stelle entsprechende Verdickungscurve höher und weniger gedehnt als die fortgeleitete Welle, und man ist daher für die Beurtheilung der zeitlichen Verschiebung der Curven allein auf die Abstände des Beginnes der Curven angewiesen. Der abweichende physiologische Charakter der weissen (flinken) und der rothen (trägen) Muskeln zeigt sich auch hier in Bezug auf die Dauer der Verdickung, welche an der direct

gereizten Stelle des Cruralis immer grösser ist als am Semimembranosus. Die Sekundengeschwindigkeit der Fortpflanzung betrug bei dem letzteren Muskel 5417—11 364 mm, bei dem ersteren 3000—3400 mm. Man sieht, dass die für die rothen (trägen) Kaninchenmuskeln gefundenen Werthe mit den von Bernstein und Steiner für den Kopfnicker des Hundes gefundenen Fortpflanzungsgeschwindigkeiten (3500 mm pro Sekunde) gut übereinstimmen. Wenn schon eine derartige vergleichende Untersuchung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den quergestreiften Muskeln verschiedener Thiere eine vollgültige Bestätigung des Satzes bildet, dass die Geschwindigkeit, mit welcher der Verkürzungsvorgang an jeder Stelle sich abspielt, mit der Leitungsgeschwindigkeit im innigsten Zusammenhang steht, so ergiebt sich dies ebenso klar aus dem Umstande, dass auch an einem und demselben Muskelpräparate alle jene Momente, durch welche erfahrungsgemäss die Zuckungsdauer im Plus- oder Minus-Sinne verändert wird, in Gleichem auch die Leitungsgeschwindigkeit beeinflussen, wie insbesondere Ermüdung (Absterben) und Temperaturschwankungen.

Wie die Zuckungsdauer und überhaupt die Erregbarkeit quergestreifter Warmblütermuskeln in Folge irgendwelcher Schädigungen sehr viel rascher abnimmt, als bei Kaltblütern, so gilt dasselbe, nur in noch wesentlich höherem Maasse, von dem Leitungsvermögen, welches stets zuerst leidet und zu einer Zeit, wo die locale Erregbarkeit noch deutlich nachweisbar ist, bereits erloschen erscheint. Das nähere Studium dieser Absterbeerscheinungen an Warmblütermuskeln ist in vieler Beziehung von grossem Interesse. Da die Leitungsgeschwindigkeit fortdauernd und nachweislich rascher als die Erregung abnimmt, so scheint hier ein einfaches Mittel gegeben zu sein, die Thatsache des wellenförmigen Ablaufes der Contraction ohne alle weiteren Hülfsmittel mit dem blossen Auge zu verfolgen. Wie zuerst Schiff (8) beschrieb, sieht man kurze Zeit nach dem Tode eines Warmblüters bei localer mechanischer Reizung eines blossgelegten Muskels unmittelbar an der gereizten Stelle einen Wulst sich erheben, der bestehen bleibt, während fast im selben Augenblicke zwei Contractionswellen nach beiden Seiten bis ans Ende des Muskels ablaufen. „Während die Contraction weiter geht, erschlaffen die dem nunmehr erhobenen Wulst näher gelegenen Theile. Ist die Contractionswelle am Ende des Muskels angelangt, so geht sie wieder von hier aus rückwärts zu ihrem Ausgangspunkte hin. Während dessen ist aber von der Reizungsstelle eine neue Welle nach beiden Seiten ausgegangen, die der rückläufigen begegnet und sich mit ihr kreuzt, und so wiederholt sich dasselbe Spiel mehrere Male, indem die Wellen nach der Kreuzung ungestört weiter laufen, bis sie endlich schwächer werden und aufhören." Schreitet das Absterben weiter fort, und nimmt in Folge dessen das Leitungsvermögen immer mehr ab, so bleibt schliesslich das geschilderte Wellenspiel aus, während sich nach wie vor eine wulstförmige Dauercontraction an der Stelle des Reizes erhebt, die Schiff seiner Zeit als den eigentlichen Ausdruck der muscularen Erregbarkeit ansah und daher als „idiomusculäre" Contraction der „neuromusculären" Zuckung gegenüberstellte. Am deutlichsten tritt diese locale Wulstbildung bei mechanischer Reizung (durch Schlag oder Streichen mit einer stumpfen Kante) an absterbenden Muskeln eines todten Thieres hervor, welche bei elek-

trischer Reizung nicht mehr zucken. „Die Erhebung geschieht langsam und zwar um so langsamer, je mehr der Muskel schon erschöpft ist und je längere Zeit seit dem Tode des Thieres verstrichen ist.“ Hat der Wulst sein Maximum erreicht, so verharrt er auf demselben längere oder kürzere Zeit, manchmal mehrere Minuten, um dann verhältnissmässig langsam wieder abzunehmen. Man kann auf diese Weise, besonders wenn die Striche quer zur Faserrichtung laufen, an der Oberfläche eines hierzu geeigneten Muskels mit einem harten Gegenstand geradezu schreiben und zeichnen.

An frischen Froschmuskeln gelingt es nur selten, deutliche idiomusculäre Wülste zu erzeugen. Besser geeignet erweisen sich nach Hermann (9) Sartorien halbeingetrockneter Schenkel. „Spannt man einen solchen Muskel auf Kork aus, so bewirkt in einem gewissen Stadium jede Berührung mit einer Nadel, namentlich sanftes queres Aufdrücken derselben, einen localen Wulst, welcher einige Zeit stehen bleibt. Noch besser lässt sich dasselbe Verhalten an abgekühlten Froschmuskeln beobachten, bei welchen sowohl mechanische wie elektrische Reizung eine am Reizorte längere Zeit anhaltende Contraction bewirkt. Auch das contractile (quergestreifte Muskelfasern enthaltende) Gaumenorgan gewisser Fische (Cyprinoiden, Schleie) zeigt sehr schön die idiomusculäre Contraction.

Die angeführten Beobachtungen von Schiff, denen ähnliche von Bennett Dowler aus älterer Zeit (Hermann's Handb. I. 1. p. 45, Anmerkung) an den Muskeln eben verstorbener Menschen an die Seite zu stellen sind, erfuhren in der Folge mehrfache Bestätigung und werthvolle Ergänzungen, die freilich die ursprüngliche Deutung Schiff's, der sich später auch Kühne anschloss, wonach es sich lediglich um eine Folgewirkung der verminderten Erregbarkeit des Muskels handeln sollte, mindestens zweifelhaft erscheinen liessen. Es gehören hierher vor Allem Beobachtungen über das Auftreten des „idiomusculären“ Wulstes, sowie der von ihm ausgehenden, langsam fortschreitenden Contractionswellen an den Muskeln lebender Menschen. Nachdem bereits E. H. Weber, Ed. Weber und Funke idiomusculäre Wülste von ganz gleicher Beschaffenheit wie an den Muskeln von Enthaupteten auch an sich selbst durch Aufschlagen mit einer stumpfen Kante auf den Biceps oder Gastrocnemius hervorzurufen vermochten, eine Art der Erzeugung dieses Phänomens am Menschen, auf welche später Kühne als auf eine „unter Turnern all- und altbekannte“ hinwies, verfolgte besonders L. Auerbach die hierher gehörigen Erscheinungen eingehender und theilte seine Beobachtungen in einer Abhandlung „Ueber topische Muskelreizung“ mit, welche sich in den Jahresberichten der schlesischen Gesellschaft vom Jahre 1861 (naturwiss.-med. Abtheilg., Heft 3) findet. Er bewirkte die örtliche Reizung durch Aufschlagen mit dem Percussionshammer und berichtet, dass am Menschen sehr allgemein, und zwar an sehr vielen Muskeln des Körpers, bei dieser Reizmethode ein annähernd kegelförmiger Hügel an der percutirten Stelle entsteht, der meist 3—5 Sekunden ziemlich unverändert bestehen bleibt und dann an derselben Stelle langsam wieder einsinkt. Geringe scheinbare Ortsveränderungen jenes Hügels bezieht er auf eine durch den mechanischen Reiz bedingte Gesammtverkürzung der getroffenen Muskelbündel. Bei manchen, aber „seltenen“ Individuen (Auerbach führt vier derartige Fälle an) trete

hierzu noch eine wellenartige Erscheinung, welche er jedoch nur am Pectoralis major und an der inneren Hälfte des Biceps bei starkem Aufklopfen auf eine Stelle, unter welcher ein Knochen liegt, erzielen konnte. Diese wellenartige Erscheinung bestehe in niedrigeren Erhebungen, die zu beiden Seiten des idiomusculären Wulstes auftauchen und, einer Welle auf ruhigem Wasserspiegel gleichend, allmählich sich verflachend, mit sehr mässiger Geschwindigkeit nach den beiden Muskelenden hin sich bewegen. Eine rückläufige Bewegung dieser Wellen sah er am Menschen nie. Sehr wohl ausgeprägt fand er letztere hingegen bei dem Kaninchen, bei dem er das von Schiff beschriebene Wellenspiel an den meisten Muskeln durch leichte mechanische Reizung, als Auftippen oder queres Streichen mit einem stumpfen Körper, hervorrufen konnte. Besonders geeignet hierfür erweisen sich nach A. Pick (11) der gegen den Bauch zu gelegene Abschnitt des Pectoralis major und namentlich der Sternomastoïdeus. Bestreicht man diesen Muskel mit einem Scalpellstiel etwas kräftiger quer zur Faserrichtung, so tritt nach Ablauf einer kurzdauernden Zuckung der betroffenen Muskelbündel an der erregten Stelle ein lineärer Wulst auf, während nach beiden Richtungen von der Reizstelle, zuweilen aber auch nur in einer Richtung, eine flache, langsam sich fortbewegende Welle gegen die Insertionsenden des Muskels fortschreitet. Stets erlischt nach dem Tode die wellenförmige Contraction früher als der idiomusculäre Wulst, der noch mehrere Stunden später hervorgerufen werden kann. Bisweilen scheint sich der idiomusculäre Wulst gewissermaassen zu spalten, indem an der Stelle des Reizes eine Vertiefung sich bildet, während beiderseits davon je eine Welle entsteht, die nach beiden Enden der Muskeln sich fortbewegt und eventuell reflectirt werden kann. Auch am lebenden Menschen ist Aehnliches von Baierlacher (12) beobachtet worden.

Aus diesen Erfahrungen, sowie aus Beobachtungen von Erb (13) an sehr erregbaren Reconvalescenten nach schweren Krankheiten, wie z. B. Phthysikern u. A., bei denen ein Schlag auf gewisse Skeletmuskeln einen umschriebenen Wulst bewirkt, von welchem nach beiden Seiten hin kleine Contractionswellen bis zu den beiden Enden der Muskelfasern verlaufen, schien sich zu ergeben, dass diese Erscheinungen nicht sowohl durch eine herabgesetzte Erregbarkeit der Muskeln bedingt sind, sondern dass es sich vielmehr um normale Reizwirkungen handelt, die Auerbach geradezu als Ausdruck der höchsten Erregbarkeit betrachtet.

Analoge Beobachtungen an Kranken (meist abgemagerten, schlecht genährten Individuen) verdanken wir Chwostek (14) und Pick (l. c.), aus denen hervorgeht, dass sich beim Menschen der idiomusculäre Wulst regelmässig, wenn auch nicht an allen Muskeln und durch jeden mechanischen Reiz hervorrufen lässt. Als besonders geeignet erwiesen sich der Biceps brachii und die Flexorengruppe des Vorderarmes hierfür. Dass eine feste Unterlage der gereizten Muskeln für die Erzielung eines Reizeffectes vortheilhaft ist, erscheint leicht begreiflich und lässt sich am Thier bei gleichartiger Reizung geeigneter Muskeln vor und nach dem Anbringen einer festen Unterlage constatiren. Vielleicht beruht der Umstand, dass die Wulstbildung namentlich an den Muskeln der unteren Extremitäten nur an sehr abgemagerten Personen, viel seltener dagegen an wohlgenährten, gesunden Individuen beobachtet wird, weniger auf einem bestimmten Erregbarkeits-

zustand der Muskulatur, als vielmehr darauf, dass derartige Muskeln dem einwirkenden mechanischen Reize zugänglicher sind. Unter allen Umständen verdient es aber besondere Berücksichtigung, dass, wenn nebst dem idiomusculären Wulste auch wellenförmige Contractionen auftraten, der Muskel noch zuckungsfähig war, so dass also dieselben Fasern sowohl schnell wie langsam sich fortpflanzende Contractionswellen zu leiten vermochten. Dasselbe lässt sich, wie Kühne zeigte (l. c. p. 618), auch an ganz frischen Froschmuskeln zeigen, ja es tritt das Phänomen hier sogar noch regelmässiger ein als bei den Muskeln des Warmblüters. Hängt man den Sartorius an dem einen Ende auf und legt an dem andern Ende mit der Scheere einen Querschnitt so an, dass man zugleich den Muskel etwas spannt, „damit das Wellenspiel nicht in den ruckweisen Zuckungen untergehe", so sieht man „namentlich bei durchfallendem Lichte, worin der Muskel in den schönsten Farben spielt, die zarten Wellen scheinbar in der durchsichtigen Masse aufsteigen und wieder herabwallen, wodurch zugleich das Farbenspiel des schillernden Muskels in den lebhaftesten Wechsel geräth".

Auch Hermann (9, p. 604) machte analoge Beobachtungen an frisch präparirten und auf einer Korkplatte befestigten Sartorien, welche an irgend einer Stelle mechanisch durch Einstechen einer Nadel oder Aufdrücken eines feinen hölzernen Meisselchens gereizt wurden. „Man sieht dann häufig von dieser Stelle aus ein zartes Wogen oder Rieseln über die Fasern ablaufen", welches sich von der gereizten Stelle aus nach beiden Richtungen erstreckt und meist die Reizung etwas überdauert. Es kann natürlich nicht davon die Rede sein, in diesen Fällen das Phänomen aus einer verminderten Erregbarkeit des Muskels herzuleiten. Aus Versuchen, welche Milrad (15) an Muskeln anstellte, deren Erregbarkeit durch verschiedene chemische Substanzen (Veratrin, Chloroform, Na_2CO_3, Coffeïn) entweder herabgesetzt oder gesteigert wurde, scheint sich zu ergeben, dass zwar das Auftreten des idiomusculären Wulstes durch eine Herabsetzung der Erregbarkeit begünstigt, durch eine Erhöhung derselben beeinträchtigt wird, wenngleich die Differenz zwischen dem normalen und dem vergifteten, bezw. ermüdeten Muskel meist nur eine kleine und oft die Fehlergrenze der Bestimmung nicht überschreitende ist, dass jedoch die langsam fortschreitenden, wellenförmigen Contractionen stets nur bei normaler oder gesteigerter Erregbarkeit beobachtet werden. So erwähnen auch Schiff wie Auerbach, dass das Wellenspiel bei Bestreichen mit einer stumpfen Nadel nur an den Muskeln frisch gefangener Frösche hervortritt, und Milrad bemerkt, dass es fast immer gelingt, diese Contractionsform zu erzeugen, wenn man die Erregbarkeit künstlich steigert, oder zu beseitigen, wenn man jene herabsetzt. Da sowohl der idiomusculäre Wulst wie das Wellenspiel auch an curarisirten Thieren beobachtet werden, so kann es sich natürlich nur um eine Folgewirkung der directen Muskelreizung handeln, obschon von mancher Seite (freilich auf Grund gänzlich unzureichender Versuche 16) die Ansicht vertreten wurde, dass die motorischen Nervenendigungen bei den in Rede stehenden Muskelphänomenen betheiligt seien.

Obschon zweifelsohne mechanische Reize zur Erzeugung des idiomusculären Wulstes am besten geeignet sind, so ist doch die Anwendung anderer Reizqualitäten keineswegs ausgeschlossen. So fand schon Auerbach (l. c. p. 322), dass bei localer Einwirkung „schwä-

cherer" faradischer Ströme hügelige Erhebungen an beiden Polen, bei stärkeren Strömen dagegen ein markirter Wulst über der ganzen intrapolaren Strecke entsteht, Thatsachen, welche später auch Milrad (l. c. p. 266) bestätigte. Als idiomusculären Wulst wird man ferner auch die später genauer zu schildernde Schliessungsdauercontraction bezeichnen müssen, welche man an der Kathode bei Anwendung eines constanten Stromes von hinreichender Stärke sowohl an quergestreiften wie glatten Muskeln auftreten sieht, und ebenso scheint das unter gleichen Verhältnissen zu beobachtende, von der Anode ausgehende Wogen der quergestreiften Muskeln (galvanisches Wogen, Hermann) dem Wellenspiel bei mechanischer Reizung direct vergleichbar.

Eine ganz besondere Bedeutung für die Aufklärung der Beziehungen der Contractionswellen zu den bei den verschiedenen Formen der Muskelcontraction auftretenden Erscheinungen dürfte, wie Rollett (7, p. 201 ff.) richtig hervorhob, den Muskeln der Insecten zukommen, an denen zuerst Bowman Beobachtungen machte, welche sich den vorstehend geschilderten direct anschliessen. Es handelt sich dabei um wellenförmige Contractionen an einzelnen lebenden oder überlebenden Muskelfasern, welche sich direct mit dem Mikroskope beobachten und deshalb (sowie wegen der grossen Langsamkeit ihres Ablaufs) Details erkennen lassen, welche an einem aus zahlreichen und sicher in verschiedenen physiologischen Zuständen befindlichen Fasern bestehenden Gesammtmuskel stets verborgen bleiben müssen. Dazu kommt noch, dass es gelingt, solche kurze Contractionen durch Behandlung mit geeigneten Härtungsmitteln während ihres Ablaufes zu fixiren, so dass es möglich wird, die feinsten Details der den Contractionsvorgang begleitenden Veränderungen der Muskelfasern zu erkennen Schon während des Lebens lassen sich an manchen Insecten zweierlei Bewegungsvorgänge an den quergestreiften Muskeln beobachten, solche, welche, der Zuckung der Wirbelthiermuskeln entsprechend, in raschen, blitzähnlichen Zusammenziehungen eines Muskelbündels in seiner Totalität bestehen und andererseits langsam über die Faser ablaufende Knoten oder kurze Wellen, die oft periodisch oder rhythmisch ohne sicher nachweisbaren äusseren Reiz entstehen. Es ist auch hier wieder wichtig, hervorzuheben, dass, wie schon Wagener (17) nach Beobachtungen an der Larve von Corethra hervorhebt, die Fasern, an welchen jenes Wellenspiel hervortritt, noch ganz wohl im Stande waren, totale Contractionen (Zuckungen) auszuführen. Er sah wiederholt beide Formen von Bewegungen an derselben Faser mit einander abwechseln, wobei jedoch zu bemerken ist, dass das Wellenspiel allerdings bei ganz lebenskräftigen Thieren nicht vorzukommen scheint. Auch Laulanié (18), welcher Corethra-Larven in den verschiedensten Stadien des Absterbens untersuchte, unterscheidet scharf die Muskelbewegungen des lebenskräftigen Thieres von den Bewegungen, welche an den überlebenden Muskeln des absterbenden Thieres eintreten. Die ersteren (secousses, contractions totales et simultanées) sieht er als den Ausdruck der normalen Muskelthätigkeit an; die letzteren („ondes musculaires") als den Ausdruck der eigenen Thätigkeit überlebender Muskeln. Beide Erscheinungen sind in der Folge von Rollett (19) einer genaueren Analyse unterworfen worden. Er beschreibt das Wellenspiel an den Muskeln absterbender Corethra-Larven mit fol-

genden Worten: „Die Anfangs nur in geringer Zahl an einzelnen Muskelfasern auftauchenden, unter dem Mikroskope sichtbaren Wellen treten allmählich an immer zahlreicheren Fasern der Muskeln des Thieres zu Tage und wiederholen sich dann an derselben Faser in immer kürzeren Perioden, so dass sich ein lebhaftes Wellenspiel einstellt, welches erst nach geraumer Zeit, so wie es gekommen, auch wieder vergeht. Die Wellen an den einzelnen Fasern wiederholen sich nur mehr in längeren Perioden, die Zahl der Fasern, an welchen Wellen ablaufen, verringert sich immer mehr, und nach einiger Zeit sind nur noch wenige Fasern vorhanden, an welchen nur noch in langen Perioden auf einander folgende Wellen ablaufen, bis endlich nur an einzelnen Fasern in sehr langen Perioden noch Wellen auftreten."

Da, wie auch Rollett bestätigt, die ersten langsam ablaufenden Wellen schon an Fasern auftreten, welche noch totaler Contractionen (Zuckungen) fähig sind, so kann nicht bezweifelt werden, dass auch die kurzen Wellen nur „als durch die Besonderheit der Reizung bedingte, eigenthümlich ablaufende Bewegungsvorgänge normal beschaffener Muskelsubstanz" anzusehen sind. Die grösste Uebereinstimmung zeigen die eben beschriebenen Wellen an den Muskeln absterbender Corethra-Larven mit den seit Bowman (20) oft untersuchten Bewegungen frisch ausgeschnittener Insectenmuskeln. Rollett untersuchte diese letzteren an langen, schmalen Streifen von Muskeln einer grossen Zahl von Käfern, an denen sich das Wellenspiel oft stundenlang beobachten lässt. Gewöhnlich ist dasselbe, wenn man die Muskelstückchen recht rasch unter das Mikroskop bringt, gleich beim ersten Anblick so lebhaft entwickelt, als es überhaupt werden kann. Auch hier treten die Wellen als kurze, steil ansteigende und abfallende und langsam dahinrollende Knoten der Fasern auf und ihre Länge liegt auch hier in engen Grenzen, etwa 12—24 Querstreifen umfassend. Eine solche Begrenzung bleibt auch erhalten, wenn das Wellenspiel wieder weniger lebhaft wird, was auch hier dadurch geschieht, dass die Wellen an immer weniger Fasern in immer längeren Perioden und endlich nur an einzelnen Fasern in sehr langen Perioden auftreten. Wenn man ganz frisch ausgeschnittene Käfermuskeln rasch zwischen Objectträger und Deckgläschen unter das Mikroskop bringt und ein lebhaftes Wellenspiel daran ablaufen sieht, so bleibt man, wie Rollett bemerkt, häufig ganz im Unklaren über den Ausgangspunkt der Wellen. Dieselben laufen über die Fasern hin, und man sieht sie nur immer aus derselben Richtung her ankommen und in derselben Richtung hin fortlaufen. Das ist aber nicht immer der Fall. Man ist gelegentlich auch im Stande, an einzelnen Fasern bestimmte Ausgangspunkte der fortschreitenden Wellen aufzufinden, die inmitten einer Faser liegen. Diese Erscheinung wurde von Bowman und später von Aeby, welcher die durchsichtigen Beine gewisser kleiner Spinnenarten für die Beobachtungen benutzte, schon beschrieben. An der betreffenden Stelle bildet sich ein Wulst, der, wie Aeby treffend angiebt, auf dem Höhenpunkt seiner Bildung einen Augenblick stehen zu bleiben scheint, dann sich plötzlich in der Weise theilt, dass die ausgebuchtetste Stelle in die frühere Gleichgewichtslage rasch zurücksinkt, die beiden Wulsthälften aber auseinandertreten und in entgegengesetzter Richtung gegen beide Faserenden hingleiten; hat man eine solche Stelle einmal aufgefunden, dann überzeugt man sich leicht, dass

sie durch geraume Zeit einen stehenden Ausgangspunkt immer neuer periodisch auf einander folgender Wellen bildet. Nach Rollett hat es den Anschein, als ob in vielen Fällen die kurzen Contractionswellen ihren Ausgangspunkt an oder zunächst einem Querschnitt nehmen, was vielleicht auf die Bedeutung des Muskelstromes oder der das Absterben begleitenden chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz als auslösender Reiz schliessen lässt. In einzelnen Fällen lässt sich mit aller Sicherheit ein Doyer'scher Hügel als Ausgangspunkt einer Contractionswelle erweisen, und es scheint, dass dies sogar für alle in der Continuität einer Faser entstehenden Wellen gilt.

Rollett versuchte die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Wellen an hinreichend langen, aus den Schenkelstreckern und Beugern des hintersten Beinpaares grösserer Käfer herausgeschnittenen Muskelstreifen nach derselben Methode zu bestimmen, welche E. H. Weber zur Messung der Geschwindigkeit des Capillarkreislaufes benutzte, indem die Zahl der Metronomschläge bestimmt wurde, welche zwischen die Coincidenz des Maximums eines Knotens mit einem bestimmten Theilstrich am Anfang und Ende eines Ocularmikrometers fielen. Es ergaben sich hierbei Werthe von 0,08—0,67 mm (im Mittel 0.169 mm); die Länge der Wellen schwankte zwischen 0,08 und 0,115 mm. Es handelt sich also, wie man sieht, um wahre „Miniaturwellen", welche sich mit äusserst geringer Geschwindigkeit fortpflanzen, gegen welche selbst jene der langsamsten Contractionswellen an quergestreiften Wirbelthiermuskeln, die nach Auerbach zwischen 314—471 mm pro Sekunde schwankt, noch sehr erheblich ist. Leider ist es bisher nicht möglich gewesen, die Leitungsgeschwindigkeit der einer raschen Zuckung zu Grunde liegenden Erregung an Insectenmuskeln zu messen. Sicher wird dieselbe aber bei der kurzen Zuckungsdauer (0,112—0,527 Sekunden, Rollett) eine sehr beträchtliche sein, wenngleich nach Rollett als wahrscheinlich anzunehmen ist, dass bei den Insectenmuskeln auch die längsten (am raschesten sich fortpflanzenden) Wellen weit hinter jenen der Muskeln der Vertebraten zurückbleiben. Es wurde schon oben erwähnt, dass sowohl Schiff wie auch andere Beobachter an quergestreiften Wirbelthiermuskeln vielfach ein Reflexion der ans Ende einer Faser gelangten langsamen Contractionswellen beobachteten. Es scheint, dass etwas Aehnliches an Insectenmuskeln nicht oder nur sehr selten vorkommt, wenigstens ist es Rollett niemals gelungen, weder an den ganzen Muskeln von Corethralarven, noch auch an ausgeschnittenen Käfermuskeln irgend etwas zu sehen, „was sich hätte als reflectirte Welle deuten lassen".

Sowohl in dem Falle, wenn, wie erwähnt wurde, die Welle inmitten einer Faser entsteht und nach beiden Seiten abläuft, wie dann, wenn ein bestimmter Ausgangspunkt nicht sicher zu entdecken ist, sieht man die Wellen noch unterwegs und mitunter ganz plötzlich ohne vorhergehende Verkleinerung erlöschen. Eine Interferenz zweier von entgegengesetzter Seite (den beiden Endquerschnitten einer Faser) her kommender Contractionswellen hat Rollett nur einmal beobachtet, wobei die beiden Wellen sich zunächst zu einer grösseren Welle vereinigten, um dann sofort zu verlöschen.

Einer Art von Summation verdanken, wie Rollett (19) wahrscheinlich gemacht hat, auch jene schon erwähnten „fixirten" Contractionswellen ihre Entstehung, die man so häufig an den

Muskelfasern in Alkohol oder Osmiumsäure ertränkter Insecten zu beobachten Gelegenheit hat. Dieselben zeichnen sich vor den besprochenen Wellen lebender Muskeln in der Regel durch ihre grössere Länge aus, was Engelmann darauf zu beziehen geneigt ist, dass es sich dabei um Wellen handelt, die fixirt wurden, während ihre Fortpflanzgeschwindigkeit noch bedeutend war. Nach Rollett entstehen dieselben jedoch dadurch, „dass eine ganze Reihe auf einander folgender, kurzer, lebender Wellen successive partiell fixirt werden, so dass sie demnach keine einheitliche Bildung, sondern „eine Summe von festgelegten Theilen zeitlich auf einander gefolgter Contractionswellen" darstellen. Wenn eine bestimmte Stelle einer Muskelfaser längere Zeit hindurch den Ausgangspunkt periodischer kurzer Wellen gebildet hat, sieht man dann oft, wie Rollett beschreibt, von den contrahirten Muskelabschnitten einige im verkürzten Zustande verharren, während die beiderseits angrenzenden Muskelabschnitte wieder erschlaffen. Es hat sich dann eine nur ein kurzes Muskelsegment umfassende dauernde Contraction gebildet, von der nun die weiteren Wellen stets ausgehen. „Dabei bemerkt man aber, dass jede neue Welle, die an den contrahirt gebliebenen Abschnitten entsteht, wieder einen neuen solchen Abschnitt anlegt, während die andern wieder erschlaffen; auf diese Weise bildet sich eine immer längere fixirte, contrahirte Strecke aus, bis schliesslich die ganze Bewegung plötzlich stockt oder mit einer gegen das erschlafft bleibende Faserende hin gleichsam verrinnenden Welle aufhört." An den Muskeln von Vertebraten, an welchen Contractionswellen zwar auch beobachtet werden, die aber nicht das lebhafte und lange dauernde spontane Wellenspiel zeigen, sind solche fixirte Wellen auch nur als seltener Befund constatirt worden (Bowman, l. c., Nasse, 21). Sehr häufig ist bei Insectenmuskeln der Doyère'sche Hügel der Ausgangspunkt des Wellenspiels und dem entsprechend auch die Stelle, wo sich fixirte Contractionswellen besonders leicht bilden. Bisweilen kommt es hier zur Entstehung partieller Contractionen, der sogen. seitlichen fixirten Contractionswellen („ondes laterales"). Nach Rollett ist dies eine besondere Eigenschaft der Muskelfasern der meisten Chrysomeliden (7, p. 216), während bei anderen Insectenmuskeln das Auftreten seitlicher Contractionswellen ein sehr seltenes Ereigniss ist (Tenebrioniden, Curculioniden und Scarabaeiden). Es scheint, dass die Nervenhügel der Chrysomeliden der 1% Ormiumsäure und dem Alkohol oder einem durch diese Reagentien eingeleiteten Vorgange besondere Angriffspunkte für eine physiologische Wirkung darbieten, die erfolgt, ehe noch jene Agentien auf die Muskelsubstanz selbst einwirken, und als deren Ergebniss unmittelbar vor dem Absterben der betreffenden Fasern die dem Nervenhügel entsprechende seitliche Contraction eintritt. Im Uebrigen gilt für die Entstehung dieser seitlichen Wellen dasselbe, was bereits über die Entwicklung der „fixirten" Wellen überhaupt gesagt wurde.

Fassen wir die vorstehend mitgetheilten Thatsachen zusammen, so ergiebt sich als Hauptresultat, dass sowohl die quergestreiften Muskelfasern der Vertebraten wie auch jene der Evertebraten die Fähigkeit besitzen, lange und kurze, rasch und langsam sich fortpflanzende Contractionswellen zu leiten, wobei es anscheinend nur auf Verschiedenheiten der Reizung ankommt. Mit Rücksicht auf die normale

Function der Muskeln als locomotorischer Organe dürfte den kurzen Wellen, wenn überhaupt, nur eine geringe Bedeutung zukommen. Um so interessanter sind dieselben jedoch in theoretischer Hinsicht. Die enormen Unterschiede der Fortpflanzungsgeschwindigkeit lassen es auf den ersten Blick fraglich erscheinen, ob es sich in beiden Fällen wirklich um dieselben Elementartheile der Muskelfasern handelt, da erfahrungsgemäss Verschiedenheiten der Intensität innerhalb des Bereiches der zur Auslösung von Zuckungen erforderlichen Reizstärke keine merklichen Unterschiede der Leitungsgeschwindigkeit entsprechen; auch ist nicht daran zu denken, die „trägen" und „flinken" Muskelfasern zur Erklärung heranzuziehen, da die hier zu beobachtenden Unterschiede der Contractions- und Leitungsgeschwindigkeit nicht im Entferntesten ausreichen, um die vorhandenen Differenzen zu erklären. Fast unwillkürlich lenkt sich dagegen der Blick auf die beiden wesentlichen Hauptbestandtheile jeder Muskelfaser, das Sarkoplasma und die Fibrillen. Wir wissen, dass in vielen Fällen dem Protoplasma (Sarkoplasma), aus welchem sich zuckende Fibrillen differenzirt haben, die eigene Contractilität nicht völlig mangelt; so zeigen viele ciliate Infusorien die Fähigkeit, sich vermittels ihrer Myoïde sowohl zuckend wie auch durch Contraction des Körperplasmas träge und mehr dem Typus der amoeboïden Bewegung entsprechend zu bewegen. Die Möglichkeit, dass auch dem Bildungsplasma der Muskelfasern höherer Thiere Contractilität zukommt, dürfte um so weniger zu bezweifeln sein, als von mancher Seite (Kühne) die Fibrillen geradezu als passive, elastisch wirkende Elemente angesehen worden sind, deren Bedeutung hauptsächlich in der Wiederverlängerung des Muskels zu erblicken sein würde. Wenn auch diese extreme Anschauung keineswegs als den Thatsachen entsprechend angesehen werden kann, so ist doch anderseits ebensowenig die Möglichkeit der Contractilität des Sarkoplasmas in Abrede zu stellen. Giebt man dies aber zu, so ist nach aller Analogie anzunehmen, dass die Verhältnisse der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens bei beiden Elementarbestandtheilen jeder Muskelfaser ganz wesentliche Verschiedenheiten darbieten werden, und zwar in dem Sinne, dass die Fibrillen viel rascher leiten („zuckend" sich contrahiren), während das minder erregbare Sarkoplasma, wie fast jedes nicht weiter differenzirte Plasma, den Erregungsvorgang nur langsam fortpflanzt. Auf Grund der histologischen Untersuchung erscheint es freilich ausgeschlossen, die Fibrillen als überhaupt nicht betheiligt bei den langsam fortschreitenden Contractionswellen anzusehen, indessen ist es doch bemerkenswerth, dass das Wellenspiel an Muskelfasern gerade unter Bedingungen sich besonders leicht entwickelt, welche erfahrungsgemäss für die Erregung des nicht weiter differenzirten contractilen Plasmas günstig sind. So zeigt sich die mechanische Reizung besonders erfolgreich, auch muss wenigstens bei Wirbelthiermuskeln die Intensität der Erregung eine viel grössere sein, als zur Auslösung einer Zuckung erforderlich ist. Sehr bemerkenswerth ist ferner auch die zeitliche Aufeinanderfolge der Entwicklung der verschiedenen Contractionsformen, indem man zuweilen Gelegenheit hat, zu beobachten, wie nach Ablauf der dem Reiz sich unmittelbar anschliessenden, scheinbar gleichzeitig erfolgenden Zuckung erst der idiomusculäre Wulst sich erhebt, von dem dann noch später die langsam verlaufenden Wellen ausgehen. Dies würde durchaus in Uebereinstimmung stehen mit der viel grösseren Latenzdauer und

langsameren Entwicklung der Contraction rein plasmatischer Theile. Eine sichere Entscheidung der hier angeregten Fragen wird erst dann möglich sein, wenn unsere Kenntnisse über die functionellen Beziehungen zwischen Sarkoplasma und Fibrillen weiter fortgeschritten sein werden, als es zur Zeit der Fall ist.

In den bisher besprochenen Fällen haben wir es ausschliesslich mit der Leitung des Erregungsvorganges innerhalb einzelner, vielkerniger, langgestreckter Zellen, als welche die quergestreiften Skeletmuskelfasern aufzufassen sind, zu thun. Eine Contractionswelle hört entweder unterwegs auf oder schreitet bis zum Ende jeder Faser fort, wo sie eventuell reflectirt werden kann oder, wie in der Regel, einfach erlischt. Jede noch so zarte sehnige Inscription macht die Fortpflanzung auch der stärksten Erregung darüber hinaus gänzlich unmöglich, so dass Reizung eines polymeren Muskels am einen Ende stets nur eine Contraction des direct betroffenen Theilstückes zur Folge hat. Ebenso wenig ist eine Uebertragung der Erregung in querer Richtung von einer Faser auf die benachbarten, nächstanliegenden möglich, und scheinbare Ausnahmen (wie insbesondere an vertrocknenden Muskeln) sind, wie später zu erörtern sein wird, in anderer Weise zu deuten. Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich dagegen die Erregungsleitung an muskulösen Organen, welche aus einkernigen Muskelzellen zusammengesetzt sind.

Ein coordinirtes Zusammenwirken zahlreicher Muskelzellen bei localisirter Reizung ist hier offenbar nur möglich, wenn entweder die Uebertragung der Erregung unter Vermittlung von Nerven erfolgt, oder wenn sich dieselbe direct von Zelle auf Zelle zu übertragen und fortzupflanzen vermag. Es scheint, dass beide Möglichkeiten thatsächlich realisirt sind.

Was zunächst das Herz betrifft, so hat hier zuerst Engelmann (22) die betreffenden Verhältnisse näher untersucht, nachdem bereits A. Fick (23) eine kurze darauf bezügliche Mittheilung gemacht hatte. Wenn man den vom Vorhof getrennten ruhenden Ventrikel des Froschherzens an einer beliebigen, noch so begrenzten Stelle reizt, so beobachtet man stets eine darauf folgende allgemeine Contraction (Systole) des Hohlmuskels, so dass die Erregung sich von der gereizten Stelle aus gleichmässig nach allen Richtungen hin durch Leitung verbreitet haben musste. Dazu ist, wie Engelmann gezeigt hat, nicht einmal Unversehrtheit des Ventrikels nothwendig, sondern der Versuch gelingt auch noch dann, wenn man die Herzkammer eines eben getödteten Frosches mittels einer Scheere in zwei oder mehr, jedesmal nur durch eine ganz schmale Brücke von Muskelsubstanz noch zusammenhängende Stückchen zerschneidet; nach einiger Zeit contrahiren sich dann auf Reizung irgend eines dieser Stückchen nach einander auch die andern. Es ist ganz gleichgültig, an welchen Stellen die einzelnen Stückchen mit einander zusammenhängen; Bedingung ist nur, dass sie durch etwas Muskelsubstanz verbunden bleiben. Der Versuch in dieser Form beweist also, „dass sich die Erregung in der Herzkammer von jedem Punkte aus nach jedem andern Punkte längs jedes beliebigen andern Punktes fortpflanzen kann.“ Bei dem erwähnten Versuche pflegt das volle, Anfangs gestörte Leitungsvermögen des einzelnen Muskelbrückchens erst allmählich, im Verlaufe einiger Zeit wiederzukehren, und oft ist dies sogar erst nach einer Stunde oder später

der Fall. Hängt ein Stück der Kammer noch mit der pulsirenden Vorkammer zusammen, so contrahirt sich, wenn das Leitungsvermögen überall wieder hergestellt ist, nach jeder Vorkammersystole zuerst dieses Stück, darnach das hieran grenzende u. s. f. Die Contraction pflanzt sich also in peristaltischer Richtung von der Kammerbasis nach der Spitze zu fort. Zeigt das Präparat keine spontanen Bewegungen mehr, so hängt die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Stücke sich contrahiren, nur davon ab, welches Stück zuerst gereizt wird, indem die Contraction von diesem aus nacheinander auf alle anderen fortschreitet; niemals überspringt dieselbe ein Stück. Da die Annahme, dass jede Zelle mit ihren Nachbarn durch Nervenfasern verbunden ist, sowohl durch die histologische Untersuchung, wie insbesondere durch die geringe Geschwindigkeit der Erregungsleitung von vornherein ausgeschlossen erscheint, so bleibt nur die zweite mögliche Annahme übrig, dass die Erregung (Contraction) direct von Zelle zu Zelle in derselben Weise fortschreitet, wie innerhalb jeder einzelnen Zelle.

Die zeitlichen Verhältnisse des Contractionsverlaufes fanden, soweit es sich um die „Zuckung" des Herzmuskels handelt, bereits früher Besprechung. Hier soll nur die Leitungsgeschwindigkeit, d. i. die Schnelligkeit des Fortschreitens der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt, noch erörtert werden. Diese ist unter normalen Verhältnissen auch am Froschherzen so gross, dass alle Stellen sich wie bei Reizung eines quergestreiften Skeletmuskels anscheinend völlig gleichzeitig zusammenziehen. Dieser Schein kann bei sehr frischen, kräftigen Herzen auch noch nach Spaltung der Kammer in mehrere Stücke bestehen. In der Regel ist aber dann das wellenförmige Fortschreiten der Contraction ohne Weiteres erkennbar. Oft scheint es, als ob die Leitung in den Brücken langsamer als in den grösseren Stücken erfolge: denn jedes der letzteren zieht sich scheinbar auf einmal, als Ganzes zusammen, während zwischen der Contraction von zwei auf einander folgenden Stücken eine merkliche Zeit vergeht. Mittels eines Viertelsekunden schlagenden Metronoms bestimmte Engelmann die mittlere Leitungsgeschwindigkeit an 10—15 mm langen, durch passende Einschnitte in die Kammer hergestellten Muskelstreifen im Maximum etwa gleich 30 mm in der Sekunde, gewöhnlich aber nur zu 10—20 mm. Obschon diese Werthe sicher weit unter der normalen Höhe liegen, so lassen sie doch schliessen, dass selbst im günstigsten Falle die Leitungsgeschwindigkeit unverhältnissmässig kleiner ist, als sie sein müsste, wenn die Uebertragung der Erregung durch Nerven vermittelt würde. In sehr auffallender Weise wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch Abkühlung des Präparates vermindert. Abkühlung von 17° C. auf 5° C. genügte beispielsweise, um jene von 20 mm auf 8 mm herabzudrücken. Unter normalen Verhältnissen pflanzt sich die Erregung stets von den Vorkammern auf den Ventrikel fort. Dass hierbei lediglich Muskelleitung im Spiele ist, hat neuerdings Engelmann (22) in überzeugender Weise durch Versuche am „suspendirten" Froschherzen dargethan, welche nach demselben Princip angestellt wurden, dessen sich seiner Zeit Helmholtz zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven bediente. Die Vorkammern vertraten gewissermaassen die Stelle des Nerven, die Kammer jene des Muskels; die ersteren wurden in verschiedener Entfernung von der Kammer gereizt und jedes Mal das

Latenzstadium der Kammersystole gemessen. Erfolgte die Leitung durch Nervenfasern, so war eine merkliche Differenz bei der Kleinheit der verfügbaren Strecken nicht zu erwarten, wohl aber, wenn Zellenleitung im Muskel stattfand. Stets zeigte sich nun in der That eine sehr erhebliche Verspätung im Eintritt der Ventrikelsystole bei Reizung des Vorhofes in grösserem Abstande. In einem gegebenen Falle, in welchem allerdings die Geschwindigkeit schon nicht mehr ganz normal war, betrug die Verspätung etwa 0,09″, was einer Leitungsgeschwindigkeit von 90 mm pro Sekunde entspricht. Das ist aber, wie Engelmann hervorhebt, ein Werth, der etwa 300mal geringer ist, als unter gleichen Bedingungen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im motorischen Froschnerven. Damit erscheint aber, wie innerhalb des Vorhofes und Ventrikels selbst, so auch vom Vorhof zum Ventrikel die Muskelleitung sicher gestellt. So sehr die Grösse der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel von verschiedenen Zuständen desselben (Ermüdung, Temperatur) abhängig ist, so kann sie unter Umständen doch erhalten bleiben, ungeachtet hochgradiger Veränderungen der Muskelsubstanz. So zeigt sich, dass bei partieller Quellung des Sartorius vom Frosch die veränderte Strecke das Vermögen der Contractilität bereits völlig verloren haben kann, ohne dass die elektrische Reizbarkeit und das Leitungsvermögen erheblich beeinträchtigt sind (Biedermann 24). Dasselbe gilt, wie Engelmann (l. c.) fand, auch für die Muskelbalken des Vorhofes vom Froschherzen, welche „nach vollständiger Aufhebung ihrer Contractilität doch den Bewegungsreiz für den Ventrikel noch fortzupflanzen im Stande sind, und zwar mit einer Geschwindigkeit durchaus derselben Ordnung, wie wenn das Verkürzungsvermögen erhalten wäre“ *).

Dass analoge Verhältnisse der Erregungsleitung, wie sie hier für das Froschherz geschildert wurden, auch für den Herzmuskel höherer Wirbelthiere gelten, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, und es ist dies insofern von Belang, als beispielsweise bei Säugethieren im Allgemeinen eine viel weniger ausgiebige Berührung der einzelnen kurzen und breiten Muskelzellen stattfindet, die nur mit ihren abgestumpften Endflächen und kurzen Seitenzweigen wirklich verschmelzen. Aehnlichen Verhältnissen begegnet man auch wieder im Darm der Insecten und Myriopoden, in dessen Wand netzartig verbundene, quergestreifte (einkernige) Muskelzellen liegen, durch deren Contraction die normalen, peristaltischen Bewegungen des Verdauungstractus vermittelt werden. Als das geeigneteste Object für die combinirte anatomische und physiologische Untersuchung empfiehlt Engelmann (25) den Fliegendarm und zwar den Anfangstheil des Enddarmes, von der Einmündung der Malpighi'schen Gefässe bis zum Rectum. „Die Muskelhaut besteht hier im Wesentlichen aus einer einzigen Lage von starken, quergestreiften, von deutlichem Sarkolemma (das den Herzmuskelzellen durchweg fehlt) umschlossenen Circularfasern, die durch merkliche Zwischenräume von einander geschieden sind.“ Jede Faser erscheint mit ihren Nachbarn durch einen oder mehrere schief oder zuweilen quer verlaufende Aeste verbunden, durch deren Vermittlung die con-

*) Ganz neuerdings hat Kaiser (Zeitschr. f. Biologie 1894) die Beweiskraft der betreffenden Versuche in Frage gestellt, indem er die beobachteten Wirkungen auf Stromschleifen bezieht. Inwieweit dies begründet ist, müssen weitere Versuche zeigen, zu denen ich noch nicht Zeit gefunden habe.

tractile Substanz in der ganzen Länge des Enddarmes sozusagen im physiologischen Sinne ein Continuum bildet. Reisst man die letzten Hinterleibssegmente einer Fliege mit der Pincette ab, so bleibt in der Regel der Enddarm daran hängen und zeigt nun, frisch in 0,5 % NaCl-Lösung untersucht, lebhafte peristaltische Bewegungen: in ziemlich regelmässigen Intervallen von wenigen Sekunden laufen peristaltische Wellen von der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe nach abwärts zum Rectum. Anfangs laufen die Wellen zu schnell, als dass es möglich wäre, den Vorgang im Einzelnen näher zu verfolgen. Wartet man aber $^1/_4$ oder $^1/_2$ Stunde, oder belastet man das Präparat mit einem etwas schwereren Deckgläschen, so pflanzt sich die Contraction langsamer fort, die Wellen folgen sich in grösseren Pausen, und man sieht sie deutlich über die einzelnen Fasern und ihre Verbindungsstücke ablaufen. „Reizt man, kurz nachdem eine Contractionswelle am unteren Ende des schmalen Anfangsstückes vom Enddarme angekommen, dieses Ende mechanisch mit einer Nadelspitze, so läuft sogleich eine antiperistaltische Welle durch die Muskelfasern hinauf und erreicht die Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefässe, wenn sie nicht vorher durch Zusammentreffen mit einer von oben kommenden Welle erlosch." Bemerkenswerth ist auch der Umstand, dass, wie es scheint, das Leitungsvermögen der contractilen Substanz durch den Contractionsvorgang selbst vorübergehend merklich herabgesetzt wird. Eine nach längerer Ruhe ablaufende Welle schreitet mit anscheinend gleichbleibender Geschwindigkeit von ihrem Ausgangspunkte fort. War aber kurz vorher eine Welle abgelaufen, so bringt die neue Reizung nur eine ganz örtliche Zusammenziehung hervor oder doch nur eine Welle, die rasch an Stärke abnimmt und nahe ihrem Ausgangspunkt erlischt.

Bekanntlich finden sich auch im Verdauungstract gewisser Fische (Schleie, Cobitis) quergestreifte Muskelfasern in ähnlicher Anordnung; ob hier auch analoge Beziehungen der Erregungsleitung bestehen, ist bisher nicht näher bekannt (26). Dagegen liegen sehr eingehende Untersuchungen über die Erregungsleitung innerhalb des contractilen Gewebes gewisser Medusen (bei Aurelia) vor, denen zufolge ganz ähnliche Verhältnisse gegeben zu sein scheinen, wie beim Herzmuskel (27).

Die grösste Uebereinstimmung mit den bisher besprochenen Formen einkerniger quergestreifter Muskelzellen zeigen in Bezug auf die Verhältnisse der Erregungsleitung die so vielgestaltigen Verbände glatter Muskelzellen. Auch auf diesem Gebiete verdanken wir wieder Engelmann die wichtigsten Aufschlüsse (28). Als ein für die genauere Untersuchung besonders geeignetes Object erweist sich vor Allem der Ureter mancher Säugethiere (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte u. a.), der bekanntlich einen zarten, beim Kaninchen etwa 1,3 mm dicken Muskelschlauch darstellt, der sich vom Hilus der Niere bis zur Blase längs des M psoas in einer Ausdehnung von etwa 11 cm hinabzieht. Die zwischen der Adventitia und der Schleimhaut gelegene Muskelhaut besteht aus einer inneren, dünnen Längsschicht und einer äusseren, viel dickeren Circularschicht. Beide setzen sich zusammen aus glatten, membranlosen, einkernigen Faserzellen von ungefähr 0,2 mm Länge, die im physiologisch frischen Zustande kaum merkliche Grenzen erkennen lassen. Die Muscularis macht dann selbst bei Anwendung starker Vergrösserungen den Eindruck einer fast homogenen, durchscheinenden Masse. Erst

beim beginnenden Absterben kommen zwischen den blassen Kernen feine Streifen als optischer Ausdruck der Zellgrenzen zum Vorschein. Innerhalb der bindegewebigen Adventitia befindet sich ein langmaschiges, zum grössten Theil aus blassen Fasern bestehendes Nervengeflecht („Grundplexus" Engelmann's), in welchem bemerkenswerther Weise im Verlaufe Nervenzellen gänzlich fehlen. Engelmann giebt an, dass die Anzahl der innerhalb der Muscularis darstellbaren Nervenendigungen viel kleiner sei, als die der glatten Muskelzellen. Doch bedarf dieser Punkt erneuter weiterer Prüfung mit Hülfe der unterdessen bekannt gewordenen besseren Untersuchungsmethoden, die wahrscheinlich einen sehr grossen Nervenreichthum enthüllen werden.

In der Regel beobachtet man an dem mit möglichster Schonung freigelegten Ureter spontane Contractionswellen, welche von Zeit zu Zeit (meist in Pausen von 10—20 Sekunden) von der Niere zur Blase peristaltisch ablaufen. „Fixirt man einen bestimmten Punkt irgendwo in der Continuität des Ureter, so sieht man in der Regel kurz vor der Zusammenschnürung des betreffenden Segmentes, wobei dasselbe dünn, cylindrisch und fast ganz weiss wird, eine plötzliche, schwache Erweiterung derselben Stelle erfolgen. Dabei verschiebt sich der Ureter merklich nach unten (blasenwärts). Die Geschwindigkeit, mit welcher die Contractionswelle abläuft, lässt sich wegen ihrer Kleinheit leicht bestimmen. Man kann entweder die Metronomschläge zählen, welche ein auf Drittel- oder Viertelsekunden gestelltes Instrument während der Zeit giebt, in welcher die Contractionswelle sich von einem Punkte des Ureter bis zu einem anderen fortpflanzt, wobei ein Beobachter einen der Niere näher gelegenen, ein zweiter einen davon entfernteren fixirt, oder beide Beobachter markiren mittels Marey'scher Tambours die Contraction zweier von einander entfernter Punkte im Verlauf des Ureter. Es ergab sich bei kräftigen, gut erwärmten Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm pro Sekunde; bei Katzen, Ratten scheint sie etwas grösser zu sein" (Engelmann).

Bei künstlicher (etwa mechanischer) Reizung pflanzt sich von der gereizten Stelle aus die Contraction stets nach beiden Seiten hin fort, wobei in Bezug auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kein merklicher Unterschied der peristaltischen und antiperistaltischen Welle zu constatiren ist. Dabei ist es aber bemerkenswerth, dass die Contraction nur bei directer Reizung der Muscularis entsteht. „Weder durch Drücken der Schleimhaut oder der Adventitia mit den darin enthaltenen Nervenstämmchen noch auch der grösseren Nervenstämme am Hilus und an der Blase lässt sich eine Contraction irgend eines Theiles des Ureter auslösen. Stets entsteht bei localer Reizung auch nur eine örtliche, beiderseits langsam fortschreitende Contraction. Durchschneidet, zerquetscht oder unterbindet man den Ureter irgendwo in der Continuität, dann folgt auf jede Reizung oberhalb oder unterhalb der getödteten Stelle eine Contraction, die sich in dem gereizten Stück nach beiden Seiten hin fortpflanzt, niemals aber die todte Stelle überschreitet. Da auch selbst noch kurze ausgeschnittene Stücke des Ureter Peristaltik bei Reizung zeigen, so kann mit Rücksicht auf den Bau nicht davon die Rede sein, etwa Ganglienzellen für das Zustandekommen der Peristaltik verantwortlich zu machen, vielmehr verhält sich der Ureter gegen mechanische Reizung

in allen Fällen genau so, „als ob er eine einzige kolossale hohle Muskelfaser wäre". Welch ausserordentlich grossen Einfluss die Temperatur auf die Erregbarkeit und daher auch das Leitungsvermögen des Ureter besitzt, wurde schon früher hervorgehoben, wo zugleich die ungemeine Lebenszähigkeit der den normalen Ernährungsbedingungen entzogenen Muskulatur Erwähnung fand. Wie bei den quergestreiften Muskelnetzen des Insectendarmes hat jede Contractionswelle eine vorübergehende Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens des Muskelschlauches zur Folge, die sich erst während der folgenden Diastole und Pause wieder herstellt. Jede Verminderung des Leitungsvermögens macht sich immer zuerst dadurch bemerkbar, dass die Contractionswelle, gleichgültig, ob sie spontan oder künstlich ausgelöst war, um so schwächer wird, je weiter sie läuft und eventuell schon in nächster Nähe der Reizstelle erlischt. Schliesslich erhält man statt der fortschreitenden Wellen überhaupt nur eine langanhaltende Contraction in den unmittelbar an die Reizstelle grenzenden Theilen ein Analogon der idiomusculären Contraction quergestreifter Muskeln.

Mit dem Leitungsvermögen wächst und sinkt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Bewegung, was sich besonders deutlich und leicht bei Abkühlung und Erwärmung beobachten lässt. Da jede Contractionswelle den zeitlichen Ablauf der nächstfolgenden beeinflusst, so erscheint es selbstverständlich, dass, wenn die spontanen Contractionen in unregelmässigen Perioden auf einander folgen, jene, denen eine kürzere Pause vorausging, sich langsamer fortpflanzen, als die, welche auf eine lange Pause folgen, was sich natürlich noch leichter bei künstlicher Auslösung von Contractionswellen constatiren lässt. Es lässt sich zeigen, dass unmittelbar nach Ablauf einer Contractionswelle das Leitungsvermögen überhaupt ganz aufgehoben ist und erst verhältnissmässig lange nachher wieder die anfängliche Höhe erreicht. Das ersterwähnte Stadium dauert schon unter normalen Verhältnissen beim Kaninchen länger als eine Sekunde, kann aber bei Abnahme der Reizbarkeit leicht auf 5, 10, ja 15 Sekunden ansteigen. Unter normalen Verhältnissen ist höchstens 10 Sekunden nach Ablauf einer Contraction die normale Leitungsgeschwindigkeit wieder hergestellt.

Die Langsamkeit des ganzen Erregungsablaufes gestattet natürlich auch leicht und sozusagen unmittelbar, die Länge der Contractionswelle im Ureter zu bestimmen, indem man den annähernd geschätzten Werth der Contractionsdauer mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit multiplicirt. Rechnen wir die erstere zu etwa $^1/_3$ Sekunde, diese dagegen zu 30 mm, so ergiebt sich die Wellenlänge zu etwa 1 cm, ein Werth, der ziemlich constant zu sein scheint, da erfahrungsgemäss die Aenderungen in der Dauer der Contraction innerhalb weiter Grenzen ziemlich genau umgekehrt proportional sind den gleichzeitigen Aenderungen der Leitungsgeschwindigkeit. Mit diesem Resultate stimmt nun vollkommen überein, was die directe Beobachtung lehrt, indem man am blossgelegten Ureter unmittelbar sehen kann, wie lang die Contractionswelle ist.

An fettfreien, etwas hyperämischen Uretern kann man leicht constatiren, wie bei jeder Contraction immer etwa eine Strecke von 1 cm Länge scheinbar gleichzeitig erblasst und mit der Zusammenschnürung

wellenartig weiterläuft. Etwa in der Mitte dieser Strecke erscheint die Erblassung gewöhnlich am stärksten, der Ureter zuweilen fast weiss; nach beiden Seiten geht dann die Farbe allmählich wieder ins Grauröthliche über. Wenn man hieraus auf die Grösse der Contraction der einzelnen Querschnitte schliessen darf, so würde folgen, dass Verkürzung und Erschlaffung der Muskelsubstanz des Ureter gleich schnell ablaufen. (Engelmann.)

Man sieht aus dem Vorstehenden, dass an dem in Rede stehenden Objecte sich mit Leichtigkeit eine Reihe von Thatsachen, den Verlauf und die Leitung des Contractionsvorganges betreffend, sozusagen unmittelbar erkennen lassen, zu deren Feststellung beim quergestreiften Muskel die feinsten Hülfsmittel angewendet werden müssen, und wir werden in der Folge noch mehrfach Gelegenheit haben, auf diesen Vortheil hinzuweisen. Hier soll nur noch die wichtige Frage erörtert werden, in welcher Weise die Leitung der Erregung (Contraction) in dem aus zahllosen, durch eine Kittsubstanz verbundenen Zellindividuen bestehenden Organ zu Stande kommt.

Wenn man sieht, dass mechanische Reizung der Muskelhaut, an welcher Stelle des Ureter sie auch angebracht sein möge, eine Contraction hervorruft, die von dem gereizten Punkt nach beiden Seiten hin fortschreitet, mit einer Schnelligkeit, die tausend- und mehrmal kleiner ist, als die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven; wenn wir weiter sehen, dass das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung noch an jedem Stückchen des Ureter wahrgenommen werden kann, nachdem es ausgeschnitten worden ist, dann scheint, wie Engelmann ausführt, nur eine Vorstellung möglich: das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung kommt dadurch zu Stande, dass die Erregung, ohne Vermittlung von Ganglienzellen oder Nervenfasern, direct von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird. Mit anderen Worten: in normalem Zustande ist der Ureter physiologisch eine einzige hohle organische Muskelfaser. Die neueren Untersuchungen über den anatomischen Zusammenhang glatter Muskelzellen scheinen dieser Auffassung durchaus das Wort zu reden, indem durch dieselben wenigstens eine Continuität des Sarkoplasmas, wenngleich auch nicht der Fibrillen, wahrscheinlich gemacht wird. Es scheint dies aber auch genügend, wenn, wie kaum zu bezweifeln sein dürfte, jenes als Vermittler der Erregung der Fibrillen fungiren kann. Im Uebrigen bedarf es nicht einmal derartiger „Plasmabrücken", denn nichts steht, wie Engelmann richtig bemerkt, im Wege, den Contact der nackten, hüllenlosen Faserzellen während des Lebens so innig anzunehmen, dass er einer physiologischen Continuität gleichkommt. Damit ist aber gesagt, dass eine molekulare Wirkung sich von dem Platze ihres Entstehens aus in jeder Richtung durch den Ureter fortpflanzen kann. In ganz gleicher Weise würde natürlich auch der Leitungsvorgang innerhalb der oben besprochenen quergestreiften Muskelzellennetze aufzufassen sein. Es würde sich demnach bei den erwähnten, aus glatten oder quergestreiften einkernigen Muskelzellen zusammengesetzten Theilen um Zellverbände handeln, deren einzelne Individuen in ähnlicher Weise functionell coordinirt sind, wie dies auch schon von anderen reizbaren Zellaggregaten des Thier- und Pflanzenkörpers bekannt ist. In der That wird man fast unwillkürlich an die coordinirte Thätigkeit von Flimmerzellen erinnert, die

nachweisbar in leitender Verbindung mit einander stehen, obschon die einzelnen Elemente in fast noch höherem Grade als die glatten Muskelzellen als anatomisch gesonderte Individuen erscheinen. Wenigstens sind Plasmabrücken in diesem Falle nicht nachgewiesen, deren Existenz bei manchen glatten Muskeln, sowie bei reizbaren Pflanzengeweben zweifellos sicher steht. Begreiflicher Weise wird aber in allen solchen Fällen von „Zellenleitung" die Fortpflanzung der Erregung viel leichter Störungen unterworfen sein und in viel höherem Grade von äusseren und inneren Bedingungen abhängen, als innerhalb eines und desselben Zellkörpers. Darauf dürfte es daher wohl auch wesentlich zurückzuführen sein, dass gerade die peristaltische Bewegung glattmuskeliger Organe erfahrungsgemäss ausserordentlich leicht und durch die verschiedensten Eingriffe gestört und beeinträchtigt wird. Dies gilt insbesondere auch bezüglich der Darmbewegung, die Engelmann in gleicher Weise aufzufassen geneigt ist, wie die Peristaltik des Ureter (29). Sieht man von den so reich entwickelten Nerven- und Gangliengeflechten der Darmwand und der viel mächtigeren Entwicklung der Muskelschichten ab, so zeigt ja auch der Bau beider Organe eine so weitgehende Uebereinstimmung, dass von vornherein gewiss die Vermuthung gerechtfertigt erscheint, dass auch die Erregungsleitung und die darauf beruhende Peristaltik in beiden Fällen auf demselben Princip beruhen. In dieser Beziehung würde vor Allem der Nachweis von Wichtigkeit sein, dass eine an irgend einer Stelle in der Continuität des Darmes ausgelöste Contractionswelle sich unter günstigen Umständen ebenso wie im Ureterschlauch nach beiden Seiten von der Reizstelle, also peristaltisch und antiperistaltisch, fortzupflanzen vermag. Es ist dies aber freilich nicht immer und vor Allem nicht bei allen Thieren der Fall. So wird man kaum jemals selbst unter den günstigsten Erregbarkeitsverhältnissen (im Sommer bei hoher Temperatur) am Froschdarm bei örtlicher Reizung etwas Anderes erzielen, als eine locale oder nur wenige Millimeter fortschreitende Einschnürung. Viel eher gelingt dies an dem lebhafter beweglichen Warmblüterdarm, insbesondere dem der Katze oder des Hundes, wo man noch ausserdem den Vortheil hat, dass nach dem Oeffnen des Abdomen die Därme in der Regel in Ruhe verharren, was beim Kaninchen nicht in dem Maasse der Fall ist. Aber selbst hier lassen sich die gewünschten Beobachtungen nicht im Entferntesten mit gleicher Sicherheit anstellen, wie etwa am Ureter. Es scheint vielmehr ein bestimmter Zustand der Erregbarkeit des Darmes ein wesentliches Erforderniss für das Gelingen der Versuche zu sein. Dies wird nach Engelmann am sichersten erreicht, wenn man die Thiere durch Verblutung aus den grossen Halsgefässen tödtet. Oeffnet man bald nach dem letzten Athemzug den Bauch, so findet man die Därme entweder bereits in dem gewünschten Zustand oder sie gerathen doch nach einiger Zeit hinein. Reizt man dann die Muskelhaut einer Dünndarmschlinge an irgend einer Stelle mechanisch (durch Kneipen mit der Pincette), so entsteht nach Engelmann sofort eine kräftige Contraction der Ringfaserschicht, welche von der gereizten Stelle aus in peristaltischer und antiperistaltischer Richtung mit einer geringen Geschwindigkeit (von etwa 40 mm pro Sekunde) über den ganzen Dünndarm abläuft. Dasselbe Resultat erzielte Engelmann auch bei Reizung des Dickdarmes. Während bei den ersten Reizungen

die Contraction im ganzen Verlauf stark bleibt, zeigt sich später eine mit der Entfernung vom Ausgangspunkt zunehmende Schwächung und Verlangsamung der Welle, bis schliesslich nur noch locale Einschnürungen erhalten werden.

Es würde demnach also durchaus Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Ureter bestehen. Da Engelmann analoge Beobachtungen auch am Magen und Darm von Ratten, Mäusen, Tauben (hier besonders schön), am Oesophagus, Magen und Darm vom Frosch, an Uterus und Vagina trächtig gewesener Kaninchen mittheilt, so scheint der Schluss gestattet, dass in allen Fällen, wo peristaltische Bewegung hervorgerufen werden kann, auch antiperistaltische Contractionen wenigstens möglich sind. Es muss aber freilich auf der anderen Seite zugegeben werden, dass die Erregungsleitung innerhalb der Darmmuscularis gerade unter Umständen ausbleibt, wo man sie vielleicht am sichersten erwarten würde. Dies gilt vor Allem in Fällen, wo die Bauchhöhle unter erwärmter NaCl-Lösung geöffnet wird, wobei der Darm in der Regel vollkommen ruhig bleibt. Reizt man unter diesen annähernd normalen Verhältnissen irgend eine Stelle durch leichtes Quetschen oder durch Fadenumschnürung mechanisch, so tritt, wie van Braam-Honckgeest (30) angiebt und Nothnagel (31) bestätigt, immer nur eine auf den Ort der Reizung beschränkte locale, ringförmige Einschnürung auf, nie eine von der Reizstelle ausgehende peristaltische oder antiperistaltische Welle. Da man nicht wohl annehmen kann, dass hier das Leitungsvermögen geringer ist, als nach dem Verbluten des Thieres, so bleibt, wenn man sich auf Engelmann's Standpunkt stellt, kaum eine andere Annahme übrig, als dass die Fortleitung der Erregung durch eine Art von Hemmung, die vielleicht von den Gangliengeflechten ausgeht, verhindert wurde. In der That lässt sich ja auch die Mitwirkung nervöser Einflüsse, sei es hemmender, sei es bewegender Natur, bei der Peristaltik der Därme nicht leugnen. Die Frage dreht sich nur darum, ob die normale Bewegung, d. i. das Fortschreiten einer Contractionswelle in der einen oder anderen Richtung, auf jedem Punkte der durchlaufenen Strecke durch Vermittlung nervöser Erregungen zu Stande kommt. Dass solche bei der meist heerdweise erfolgenden Auslösung von Contractionen eine ganz wesentliche Rolle spielen dürften, kann ja wohl kaum in Abrede gestellt werden. Gegen die erstere Annahme könnte nun, wie schon Engelmann für den Ureter hervorhebt, vor Allem die Langsamkeit des Fortschreitens geltend gemacht werden, das mit dem Auge stets bequem zu verfolgen ist. Andererseits bietet sie aber ebenso wenig wie die Engelmann'sche Ansicht eine Erklärung für das Beschränktbleiben des Reizerfolges am ganz normalen Darm oder für das plötzliche Erlöschen einer Contractionswelle, wie dies z. B. Nothnagel (l. c. p. 14) mehrfach beobachtete. Vielleicht wird man den gegebenen Verhältnissen am meisten gerecht, wenn man annimmt, dass zwar die Fortleitung einer peristaltischen Welle unter allen Umständen auf Muskelleitung beruht, dass aber die Auslösung der Erregung, wie auch Hemmungen, welche an jeder beliebigen Stelle wirksam werden können, durch die nervösen Einrichtungen der Darmwand vermittelt werden. Mit dieser Auffassung würden sich eventuell auch die von Nothnagel beobachteten auffallenden Erfolge der chemischen Reizung des

Darmes mit Kali- und Na-Salzen vereinen lassen. Leider ist es nicht möglich, die fragliche Hypothese durch functionelle Ausschaltung der Ganglienplexus mittels specifisch wirkender Gifte zu prüfen; doch würde immerhin die Wirkung geringer Dosen von Aether oder Chloroform zu untersuchen sein, da man ja wohl annehmen könnte, dass die Ganglienplexus ihre Erregbarkeit früher einbüssen, als die Muskelelemente selbst. Vielleicht beruht auch die Möglichkeit der Auslösung peristaltischer und antiperistaltischer Wellen in einem gewissen Stadium nach dem Verblutungstode auf einem früheren Absterben der Darmganglien.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergiebt sich, dass die Leitung der Erregung in glattmuskeligen Theilen nur ausnahmsweise leicht und sicher von Statten geht, in der Mehrzahl der Fälle aber überhaupt ausbleibt. Die Bildung einer „idiomusculären", wulstförmigen, nur langsam wieder verschwindenden Contraction am Orte des Reizes ist hier bei localer Erregung die Regel.

LITERATUR.

1. **Aeby,** Arch. für Anat. und Physiol. 1860. p. 253. Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschw. der Reizung in quergestr. Muskelfasern. Braunschweig 1863.
2. **v. Bezold,** Unters. über die elektr. Erreg. von Muskeln und Nerven. 1861. p. 156.
3. **Bernstein,** Unters. über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871. p. 79.
4. **Hermann,** Pflügers Arch. X. 1874. p. 48.
5. **Verworn,** Psycho-physiol. Protistenstudien. p. 82.
6. **Bernstein** und **Steiner,** Du Bois Arch. 1875. p. 526.
7. **Rollett,** Pflügers Arch. 52. p. 224.
8. **Schiff,** Lehrbuch der Physiol. p. 26. Moleschotts Untersuchungen. I.
9. **L. Hermann,** Pflügers Arch. XLV. p. 594.
10. **W. Kühne,** Müllers Arch. 1859. p. 611.
11. **A. Pick,** Prager med. Wochenschrift. 1884. No. 13.
12. **Baierlacher,** Zeitschr. für rat. Medicin. 1859.
13. **Erb,** Ziemssens Handb. der speciell. Pathol. und Therapie. XII. p. 242.
14. **Chwostek,** Allgem. Wiener med. Zeitung. 1883. p. 26.
15. **Milrad,** Arch. für exper. Path. und Pharmakologie. XX. p. 217.
16. **Ziehen,** Cit. in **Franz Friedrich,** Ueber das Verhalten der idiomuscul. Erregbarkeit bei Geisteskranken. Dissert. Jena 1891.
17. **Wegener,** Arch. für mikr. Anat. X. 1874. p. 293.
18. **Laulanié,** Comptes rendus. Tom. CI. 1885. p. 669.
19. **Rollett,** Denkschriften der mathem.-naturw. Klasse der kais. Academie in Wien. LVIII. Biologisches Centralblatt. XI. 1891. No. 5 und 6.
20. **Bowman,** Philosophical Transact. 1845.
21. **Nasse,** Pflügers Arch. XVII. p. 282.
22. **Engelmann,** Pflügers Arch. XI. 1875. Pflügers Arch. 56. 1894.

23. **A. Fick**, Sitzungsber. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1874. Sitzung vom 13. Juni.
24. **Biedermann**, Beiträge zur allgem. Muskel- und Nervenphysiologie. XXII. p. 101. (Wiener academ. Sitzungsber. Bd. 97. Abth. 3. 1888—89.)
25. **Engelmann**, Pflügers Arch. IV. p. 44.
26. **Du Bois Reymond**, Arch. für Physiologie. 1890.
27. **Romanes**, Philosoph. Transact. 1866, 1867, 1876 und 1877. (Abhandlungen über Medusen.)
28. **Th. W. Engelmann**, Pflügers Arch. II. 1869. p. 243.
29. — — Pflügers Arch. IV. p. 33.
30. **Van Braam-Honckgeest**, Pflügers Arch. VI.
31. **Nothnagel**, Beiträge zur Physiol. und Pathol. des Darmes. 1884. p. 15.

C. Die elektrische Reizung der Muskeln.

Unter allen zu Gebote stehenden künstlichen Reizmitteln irritabler Substanzen nimmt zweifelsohne der elektrische Strom die erste Stelle ein. Das gilt nicht nur in Bezug auf die leichte Anwendbarkeit und die Möglichkeit, die Intensität messbar aufs Feinste abzustufen, sondern vor Allem auch hinsichtlich der Eigenart der Wirkungsweise.

So oft auch bei den vorstehend besprochenen Untersuchungen an Muskeln der elektrische Strom als Reizmittel Verwendung fand, so handelte es sich doch fast ausschliesslich um einzelne oder rasch auf einander folgende Inductionsströme, weil es zunächst nur darauf ankam, einen momentanen, in seiner Stärke leicht variablen Reiz zu besitzen, der die reizbaren Theile möglichst wenig schädigt. Auf der anderen Seite bietet aber gerade die genauere Untersuchung der durch Kettenströme bedingten Erregungserscheinungen an Muskeln grosses Interesse und ist für die Auffassung der Wirkungsweise des elektrischen Stromes überhaupt von grösster Bedeutung.

In Bezug auf die Versuchstechnik erscheint es erforderlich, einige methodische Bemerkungen vorauszuschicken. Alle älteren Reizversuche an thierischen Theilen, bei welchen der elektrische Strom als Erregungsmittel diente, sind derart angestellt worden, dass man die reizbaren Theile über passend geformte, metallische, in der Regel aus Platin bestehende Elektroden brückte und vermittels derselben den Strom zuführte. Dieses Verfahren hat jedoch in Folge der sich stets einmischenden Polarisationsströme grosse Nachtheile, so dass es unter allen Umständen geboten erscheint, unpolarisirbare Elektroden zu benutzen, wo immer auch Kettenströme zur Verwendung gelangen. Ganz besonders wird dies unabweisbare Nothwendigkeit, wenn stärkere Ströme länger geschlossen bleiben. Seit Du Bois-Reymond die Technik der Elektrophysiologie durch die Einführung der unpolarisirbaren Combination amalgamirtes Zink und Zinkvitriol, zunächst zum Zwecke der Ableitung thierisch-elektrischer Ströme, bereichert hat, fanden derartige Elektroden die ausgedehnteste Anwendung bei Reizversuchen, und man hat denselben, je nach Bedarf, sehr verschiedene Formen gegeben. Wenn es darauf ankommt, einem quergestreiften Muskel einen Strom zuzuführen, dann bleibt vor Allem zu berücksichtigen, dass durch Verschiebung des sich contrahirenden Muskels unter den berührenden Elektroden leicht Fehler entstehen, die nur vermieden

werden können, wenn jene, mit dem Muskel, beziehungsweise den zur Insertion dienenden Knochen fest verbunden, allen Bewegungen zu folgen vermögen. Für den M. sartorius des Frosches, der sich seines regelmässig-parallelfaserigen Baues wegen vor Allem zu derartigen Versuchen eignet und leicht völlig unversehrt im natürlichen Zusammenhang mit dem Becken- und Unterschenkelknochen präparirt werden kann, hat zuerst Hering unpolarisirbare bewegliche Elektroden construirt, die den verschiedensten Zwecken dienen können (1).

„Eine 5,5 cm lange Glasröhre (Fig. 71) ist an ihrem oberen Theile mit einer geschlitzten Messinghülse versehen, die oben zwei diametral gegenüberliegende Spitzen trägt, welche in den Löchern eines Axenlagers ruhen, so dass sich die vertical herabhängende Röhre um diese Spitzen sehr leicht drehen und gleichsam pendeln kann. Das Axen-

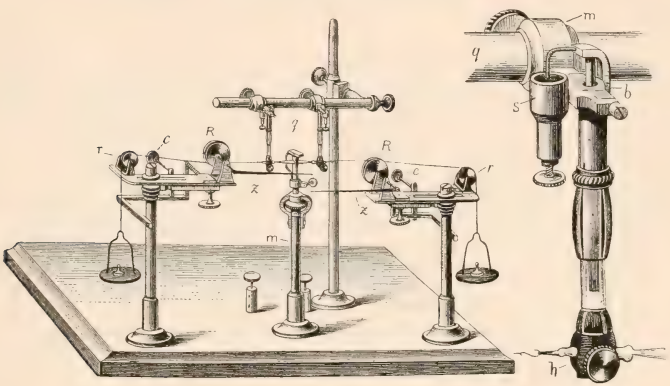


Fig. 71. Apparat zur Untersuchung der polaren Wirkungen des elektrischen Stromes im Muskel (Doppelmyograph). — Eine unpolarisirbare bewegliche Muskelelektrode für sich gezeichnet. (Nach Hering.)

lager ist an einem Messingringe (*m*) befestigt, welcher auf einem horizontalen Stabe (*q*) von Bein oder Hartgummi verstellbar ist. Ueber das untere Ende der Glasröhre ist ein kurzer Cylinder (*h*) von Hartgummi geschoben, dessen Lichtung die Fortsetzung der Röhrenlichtung bildet und welcher ausserdem in querer Richtung so durchbohrt ist, dass ein dünner Knochen, wie die Tibia oder das Os ilei des Frosches durch das Bohrloch hindurchgesteckt und mittels einer Schraube befestigt werden kann. Ein kleiner amalgamirter Zinkstab wird von oben in die Röhre gebracht und durch einen an seinem oberen Ende angelötheten Messingbügel (*b*) getragen, der sich an der Messinghülse der Röhre fixiren lässt. Dieser Bügel läuft andererseits in einen kurzen, nach unten abgebogenen Kupferdraht aus, der in einen dem Axenlager angelötheten und mit Quecksilber gefüllten Stahlnapf (*s*) taucht. Beim Hin- und Herpendeln der Röhre bleibt der Contact des Drahtendes mit dem Quecksilber erhalten. Am unteren Ende des Stahlnapfes befindet sich ein Bohrloch mit Klemmschraube zur Be-

festigung eines Leitungsdrahtes. Beim Gebrauch wird der Hartgummiansatz und das unterste Stück der Glasröhre mit Kochsalzthon, die übrige Röhre mit Zinkvitriollösung gefüllt und sodann der Zinkstab eingeschoben. Nachdem der Knochen durch das Bohrloch des Hartgummiansatzes und den Thon durchgestossen ist, wird er mit der Schraube fixirt. In derselben Weise wird der Knochen am anderen Ende des Muskels in einer ganz gleichen Elektrode befestigt, so dass nunmehr der Muskel horizontal zwischen beiden Elektroden ausgespannt ist. Am unteren Ende jeder Elektrode ist ferner ein Faden befestigt, welcher die Verbindung mit einem Muskelzeiger oder Muskelschreiber herstellt. Es kann beliebig die eine oder die andere Elektrode fixirt werden, so dass nur noch die andere der Verkürzung des Muskels folgt."

Nehmen wir an, es sei die den Beckenknochen tragende Elektrode fixirt, so lässt sich die Bewegung resp. Gestaltveränderung des ganzen

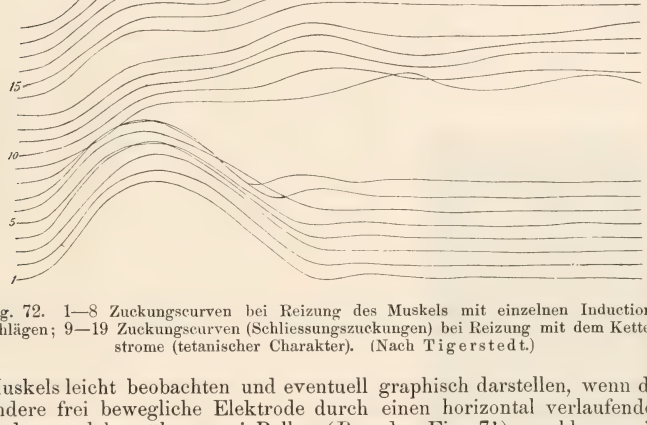


Fig. 72. 1—8 Zuckungscurven bei Reizung des Muskels mit einzelnen Inductionsschlägen; 9—19 Zuckungscurven (Schliessungszuckungen) bei Reizung mit dem Kettenstrome (tetanischer Charakter). (Nach Tigerstedt.)

Muskels leicht beobachten und eventuell graphisch darstellen, wenn die andere frei bewegliche Elektrode durch einen horizontal verlaufenden Faden, welcher über zwei Rollen (R und r Fig. 71) geschlungen ist und am Ende ein Gewichtsschälchen trägt, mit einem langen Zeiger z verbunden wird, der an der Axe der einen, grösseren Rolle befestigt ist. Da der Schreibstift Kreisbogen beschreibt, so wird dadurch die Zuckungscurve auf der berussten, bewegten Schreibfläche mehr oder weniger verzerrt, ein Fehler, der jedoch für die hier zunächst in Betracht kommenden Erscheinungen von geringem Belang ist. Wenn man nun unter den eben erörterten Bedingungen die Wirkung verschieden starker Kettenströme auf den durch Curare entnervten Sartorius untersucht, so lässt sich leicht feststellen, dass, möglichst günstige Erregbarkeitsbedingungen des Muskels vorausgesetzt, die dauernde Schliessung eines schwachen Stromes immer nur eine einmalige, rasch ablaufende „Zuckung" auslöst, deren Höhe Anfangs gering, bei weiterer Verstärkung der Stromes-Intensität rasch ihrem maximalen Werthe zustrebt. Von einer gewissen Grenze der

Stromstärke ab bleibt die Höhe der Schliessungszuckungen constant; dagegen treten andere Veränderungen der gezeichneten Curven hervor, die im Folgenden noch näher zu besprechen sein werden. Bei Vergleichung maximaler durch einzelne Inductionsschläge ausgelöster Zuckungen und maximaler durch den Kettenstrom bedingter „Schliessungszuckungen" fällt unter sonst gleichen Bedingungen besonders die viel beträchtlichere Höhe, sowie der abgestumpfte rundliche Gipfel der letzteren auf. Dies macht sich schon bei langsamer, noch deutlicher aber bei rascher Bewegung der Schreibfläche bemerkbar. Nach Tigerstedt (2) zeigt der Verlauf jeder Schliessungszuckung „tetanischen" Charakter, indem die entsprechenden Curven viel gestreckter verlaufen, als bei Zuckungen, welche durch inducirte Ströme ausgelöst werden (Fig. 72). Dass es sich dabei aber nicht nothwendig um einen wirklichen „Tetanus", d. h. um eine durch Summation entstandene Contraction, zu handeln braucht, bedarf kaum besonderer Erwähnung. Lassen schon diese Thatsachen allein darauf schliessen, dass ausser der Stromesintensität auch die Dauer der Durchströmung von Einfluss auf die Stärke der Erregung (bezw. Contraction) ist, so geht dies doch noch viel deutlicher aus entsprechenden Versuchen an träge reagirenden Muskeln hervor, indem die Grösse des Erfolges in ihrer Abhängigkeit von der Dauer der Reizwirkung geradezu im umgekehrten Verhältniss zur Beweglichkeit der Theilchen einer irritablen Substanz zu stehen scheint. So ist die ausserordentlich geringe und oft ganz fehlende Reizwirkung einzelner Inductionsschläge auf viele Protisten und pflanzliches Plasma allbekannt, und ebenso findet man dieselben kurzdauernden Reize, wenn überhaupt, erst bei hoher Intensität auf glatte Muskeln wirkend, während sie rasch zuckende quergestreifte Fasern im Allgemeinen leicht und sicher erregen. In einer überaus anschaulichen Weise kann man dies an jedem erschlafften (möglichst tonusfreien) Präparate des Schliessmuskels von Anodonta sehen (3). Es lässt sich, wie schon oben erwähnt wurde, aus demselben leicht ein Präparat gewinnen, welches in ganz ähnlicher Weise der elektrischen Reizung zugänglich ist, wie der Sartorius des Frosches. (Fig. 73.) Man kann dann, nachdem die eine Schalenhälfte dauernd fixirt ist, unpolarisirbare Pinselelektroden beiderseits möglichst nahe der Insertionsstelle des im Allgemeinen parallelfaserigen Muskelbandes anlegen, wobei, um eine Verschiebung der der anderen, beweglichen Schalenhälfte entsprechenden Elektrode auszuschliessen, die Zuleitung des Stromes an dieser Stelle am besten durch eine kurze Fadenschlinge erfolgt.

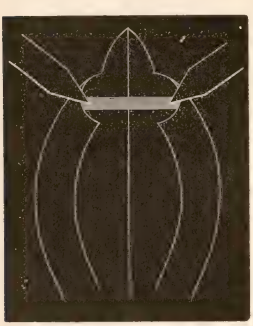


Fig. 73. Schema der elektrischen Reizung des Muschelschliessmuskels.

Schickt man hierauf einen hinreichend starken Strom durch den erschlafften Muskel, so beobachtet man Gestaltveränderungen, welche, abgesehen von der mehr oder weniger allen glatten Muskeln eigenthümlichen Trägheit der Reaction, im Allgemeinen

mit jenen übereinstimmen, welche quergestreifte Muskeln unter analogen Verhältnissen darbieten. Was zunächst Form und Verlauf der Contraction bei Schliessung des Stromes betrifft, so entspricht die etwa gezeichnete Curve natürlich kaum jemals dem Vorgange, den man mit Rücksicht auf den zeitlichen Verlauf der Zusammenziehung beim quergestreiften Muskel als „Schliessungs-Zuckung" zu bezeichnen pflegt. Abgesehen von der Langsamkeit, mit der sich der ganze Vorgang abspielt, tritt auch der Unterschied in der Dauer der Verkürzungs- und Erschlaffungs-Phase (Stadium der steigenden und sinkenden Energie) beim

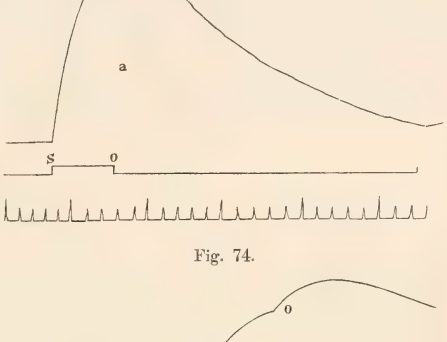


Fig. 74. Schliessungscontraction des Schliessmuskels von Anodonta (Reizung mit dem Kettenstrom); bei *s* Schliessung, bei *o* Oeffnung.

Fig. 75. Einfluss der Schliessungsdauer auf die Contractionsgrösse des Schliessmuskels von Anodonta (Reizung mit dem Kettenstrom); bei *a* Schliessungsdauer = 1/4 Sek., bei *b* = 1 Sek., bei *c* = 4 Sek., *o* Oeffnungscontraction. (Biedermann.)

Fig. 74.

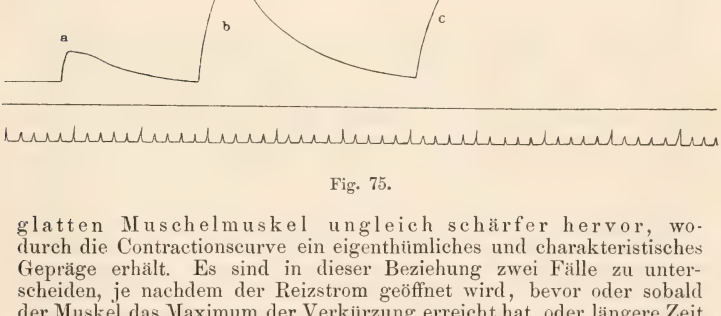


Fig. 75.

glatten Muschelmuskel ungleich schärfer hervor, wodurch die Contractionscurve ein eigenthümliches und charakteristisches Gepräge erhält. Es sind in dieser Beziehung zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem der Reizstrom geöffnet wird, bevor oder sobald der Muskel das Maximum der Verkürzung erreicht hat, oder längere Zeit hindurch geschlossen bleibt. Ersteren Falls erhält man, wenigstens unter gewissen Umständen, wie insbesondere bei Benutzung erwärmter und daher rascher reagirender Präparate, Curven, die man nach Form und Verlauf als gedehnte Zuckungscurven zu bezeichnen geneigt sein könnte, da hier nicht nur die Verkürzung rasch zu beträchtlicher Höhe ansteigt, sondern auch die Wiederverlängerung nur eine verhältnissmässig kurze Zeit für sich in Anspruch nimmt (Fig. 74).

Anderen Falls erhält man aber bei längerem Geschlossenbleiben des Stromkreises Curven, welche sich zwar im Moment der Schliessung rasch erheben, ohne jedoch wieder abzusinken, entsprechend einer gleichbleibenden dauernden Verkürzung des Muskels. Es kann derselbe unter diesen Umständen selbst bei minutenlanger Schliessungsdauer fast ebenso lange im Zustande maximaler Verkürzung verharren, und zwar ebensowohl bei Reizung mit schwachen wie mit starken Strömen. Am allerdeutlichsten lässt sich aber an dem in Rede stehenden Präparat die Abhängigkeit der Contractionsgrösse von der Schliessungsdauer erkennen, wenn man den Stromkreis öffnet, ehe noch das Maximum der Verkürzung erreicht ist. Kettenströme, die bei einer Schliessungsdauer von 3—4 Sekunden eine maximale Contraction des Muskels bedingen, bewirken oft nur eine sehr geringfügige Verkürzung, wenn die Schliessungsdauer nur etwa $^1/_4$ Sekunde beträgt. Innerhalb dieser Grenzen fällt dann bei unveränderter Stromstärke die Schliessungscontraction um so grösser aus, je länger der Strom dauert (Fig. 75). Hiermit steht nun in voller Uebereinstimmung, dass einzelne Inductionsströme selbst die

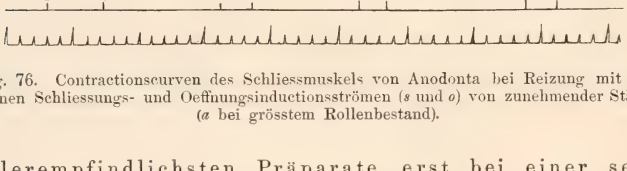


Fig. 76. Contractionscurven des Schliessmuskels von Anodonta bei Reizung mit einzelnen Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströmen (*s* und *o*) von zunehmender Stärke (*a* bei grösstem Rollenbestand).

allerempfindlichsten Präparate erst bei einer sehr hohen Intensität zu erregen vermögen, soweit dies wenigstens aus den sichtbaren Gestaltveränderungen sich erschliessen lässt (Fig. 76). Frische oder ältere, aber noch in ziemlich hohem Grade tonisch contrahirte Muskeln erweisen sich inducirten Strömen gegenüber überhaupt als gänzlich unempfindlich.

Auch bei periodisch wiederholter tetanisirender Reizung lässt sich die Ueberlegenheit eines länger fliessenden Stromes gegenüber kurz dauernden „Stromstössen“ stets constatiren. Schon Fick giebt an, dass rasches Schliessen und Oeffnen eines an sich hinreichend starken Kettenstromes mit der Hand den glatten Muschelmuskel häufig unerregt lässt; dabei ist die Dauer des einzelnen Stromstosses noch immer sehr beträchtlich; wird dieselbe noch mehr herabgesetzt, so bedarf es immer stärkerer Ströme, um überhaupt erregend zu wirken. Dies macht sich in besonders auffallender Weise bei Reizung mit rasch auf einander folgenden inducirten Wechselströmen bemerkbar, und Fick gedenkt bereits der Thatsache, „dass in demselben Stromkreis, der die zweite Spirale eines gewöhnlichen Schlittenapparates schliesst, ein Froschmuskel in heftigstem Tetanus begriffen sein kann, während der Muschelmuskel keine Spur von Erregung zeigt“, und dass dies auch dann noch der Fall war, wenn die Ströme

genügend kräftig waren, um die Muskeln der Hand des Experimentators in Tetanus zu versetzen (4).

An diese Erfahrungen am glatten Muschelschliessmuskel schliessen sich naturgemäss die Beobachtungen von Engelmann am Ureter an (5). Auch hier lässt sich leicht zeigen, dass die Schliessungscontraction nur dann zu Stande kommt, wenn die Stromesdauer eine gewisse Grenze überschreitet, die um so tiefer liegt, je stärker der Strom ist. Die beistehende Tabelle nach Engelmann lässt dies sehr deutlich erkennen:

Stromstärke in Rheochordwiderstand.	Minimum der zur Contraction erforderlichen Schliessungsdauer.
4000 cm	< 1/2 Viertelsekunde
500 „	1/2 „
50 „	1 „
25 „	2 „
15 „	3 „
12 „	4 „
11 „	5 „
10,5 „	6 „

Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass es „gewaltiger Stromstärken" bedarf, um durch einzelne Inductionsströme am Ureter eine Contraction hervorzurufen. Engelmann gelangte erst dann zum Ziele, als er metallische Elektroden (Zinkdrähte) nahm, die intrapolare Strecke kurz machte und die primäre Spirale des Du Bois'schen Schlittenapparates mit 2—4 Grove'schen Elementen in Verbindung setzte.

Es bot sich schon wiederholt Gelegenheit, zu constatiren, dass Erscheinungen, deren Feststellung am quergestreiften Muskel die complicirtesten Versuchsmethoden und die feinsten Hülfsmittel erfordert, an glattmuskeligen Theilen ohne Weiteres beobachtet werden können. Dies gilt besonders auch hinsichtlich des Einflusses der Stromesdauer auf die Erregung. Oben wurde schon erwähnt, dass der immer sehr beträchtliche Unterschied der maximalen Zuckungshöhe bei Reizung mit inducirten und Kettenströmen an sich schon darauf hinweist, dass letzteren Falls die Dauer der Durchströmung wesentlich mit in Betracht kommt. Den genaueren Nachweis für Kettenströme gleicher Intensität und verschiedener Dauer hat jedoch für den quergestreiften Froschmuskel zuerst Fick geliefert. Es ist dies hier viel schwieriger, als bei glatten Muskelelementen, da, wie von vornherein zu erwarten war, die Zeiträume, während welcher der Strom fliessen muss, um wirksame Erregung auszulösen, im ersteren Falle viel kürzer sind. In der That zeigt sich denn auch bei Versuchen, wo die Schliessung des Stromes mittels eines der üblichen „Schlüssel" bewerkstelligt wird, niemals ein merklicher Einfluss der Schliessungsdauer auf die Höhe (Grösse) der Schliessungszuckung, und es ist dies auch ohne Weiteres verständlich: Wenn erst einmal der Strom so lange dauert, dass der Muskel das Maximum der Contraction erreichen kann, so wird ein

ferneres Dauern des Kettenstromes für die Schliessungszuckung ohne Belang sein. Dies dürfte aber voraussichtlich immer der Fall sein, wenn durch eine willkürliche, wenn auch noch so rasche, Handbewegung der Kreis geschlossen und geöffnet wird.

Unter gewissen Umständen kann allerdings auch der quergestreifte Stammesmuskel Eigenschaften annehmen, die es ermöglichen, die relative Unwirksamkeit sehr kurzdauernder Reize ohne alle feineren Hülfsmittel nachzuweisen. Brücke fand die Empfindlichkeit quergestreifter Muskeln gegen kurzdauernde Ströme bei Curarevergiftung vermindert. Den Aerzten ist es ferner seit lange bekannt, dass an pathologisch gelähmten quergestreiften Muskeln eine gewisse Unwirksamkeit der kurzdauernden, inducirten Ströme bei völliger Wirksamkeit der Schwankungen von Kettenströmen hervortritt, und diese Thatsache wurde der Ausgangspunkt einer grossen Reihe von Untersuchungen (6). So fand Erb (l. c.) bei rheumatischer (Facialparalyse) oder durch Nervendurchschneidung bewirkter Lähmung, Neumann im Ermüdungs- und Absterbezustand die Empfindlichkeit der Muskeln gegen kurzdauernde Ströme sehr vermindert oder gänzlich aufgehoben bei völlig erhaltener, ja sogar gesteigerter Erregbarkeit für den Kettenstrom.

Mit diesen Veränderungen geht die allmähliche Entwicklung eines viel trägeren Zuckungsverlaufes Hand in Hand, so dass sich auch hier wieder der oben angeführte Satz als geltend erweist, dass langsamer reagirende contractile Substanzen einer längeren Reizdauer bedürfen, als rasch reagirende. In sozusagen extremer Weise entwickelt erscheint dieses Verhalten bei sehr vielen glatten Muskeln, so dass man wohl berechtigt ist, zu sagen, dass der quergestreifte Muskel beim Absterben und insbesondere bei beginnender Degeneration sich in seinen physiologischen Eigenschaften jenen bis zu einem gewissen Grade nähert. In einer überaus auffallenden Weise machten sich die erwähnten Unterschiede in einer bisher nicht publicirten Versuchsreihe geltend, welche L. Krehl im hiesigen Institut an Fröschen durchführte, denen der eine Ischiadicus am Oberschenkel durchschnitten worden war. Nach etwa $^3/_4$ Jahren ergab die Vergleichung der beiden Gastrocnemii höchst auffallende Verschiedenheiten bei Reizung mit tetanisirenden oder einzelnen Inductionsströmen, sowie andererseits mit dem Kettenstrom. Ersteren Falls mussten die Rollen einander fast bis zur Berührung genähert werden, ehe am gelähmten Muskel ein schwacher Erfolg eintrat, andernfalls zeigte sich eine ausserordentlich starke Dauerverkürzung während der Schliessungszeit. Der Muskel der gesunden Seite reagirte dagegen in ganz normaler Weise.

Dass nichtsdestoweniger auch hier die Schliessungserregung eine Function der Stromesdauer ist, zeigte durch einwandfreie Versuche zuerst A. Fick (7). Um der Dauer eines einzelnen „Stromstosses“ jeden beliebigen Werth geben zu können, bediente sich Fick federnder Contacte, wobei eine Metallspitze sehr schnell über eine metallische Platte von wechselnder Breite hinübergeführt wurde (Spiral-Rheotom). Es ergab sich dabei, dass auch bei Reizung eines normalen quergestreiften Froschmuskels die Grösse (Höhe) der bei Schliessung eines Kettenstromes auftretenden Zuckung nicht nur von der Stromstärke, sondern auch von der Zeit ab-

hängt, während welcher derselbe in constanter Dichte den Muskel durchfliesst. Der Grenzwerth, unter welchen die Schliessungsdauer nicht sinken darf, wenn die Zuckungshöhe maximal bleiben soll, würde nach Fick etwa 0,001 Sekunde entsprechen. Wenn dieser Werth auch nur als ein angenäherter zu bezeichnen ist, so ergiebt sich aus demselben doch, dass der Unterschied zwischen der zur Auslösung einer wirksamen Schliessungserregung nöthigen Schliessungsdauer bei glatten Muskeln und dem quergestreiften Froschmuskel ein ganz enormer ist. Wir werden später sehen, dass ein ähnlicher gradweiser Unterschied auch wieder zwischen dem quergestreiften Muskel und markhaltigen Nerven besteht, indem zur Erregung der letzteren wieder eine noch viel kürzere Schliessungsdauer genügt.

Resumiren wir schliesslich das Resultat der vorstehend mitgetheilten Erfahrungen, so lässt sich sagen, dass ein Strom von gegebener Stärke unter allen Umständen eine merkliche Zeit fliessen muss, um den Muskel aus dem Zustand der Ruhe in den der betreffenden Stromesintensität entsprechenden, maximalen Erregungszustand überzuführen. Wirkt die Reizursache, d. i. der Strom, zu kurze Zeit ein, so erfolgt nur eine schwache Contraction, weil sich der neue Zustand nicht in vollem Maasse entwickeln kann; bei noch kürzerer Schliessungsdauer bleibt aber jede Wirkung gänzlich aus, weil dann der Reiz nicht einmal so lange einwirkt, um überhaupt nur in merklichem Grade die der Contraction zu Grunde liegenden Veränderungen der Muskelsubstanz herbeizuführen. Die erforderliche Zeit schwankt bei verschieden rasch reagirenden Muskeln innerhalb sehr weiter Grenzen, ist aber ganz allgemein um so grösser, je träger der Contractionsverlauf ist.

Ist damit eigentlich schon bewiesen, dass der Strom nicht nur im Momente seines Entstehens, sondern auch während der Dauer seines Fliessens den Vorgang der Erregung auslöst, so geht dies doch noch überzeugender aus einer genaueren Untersuchung der Formänderungen eines Muskels während des dauernden Geschlossenseins eines Stromes hervor. Für den glatten Muschelmuskel wurde schon oben darauf hingewiesen, dass derselbe unter diesen Umständen minutenlang in gleichbleibender, dauernder Verkürzung verharrt. Die Grösse dieser „Schliessungsdauercontraction“ wächst bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des reizenden Stromes, doch ist die Erscheinung an sich bei allen überhaupt wirksamen Intensitätsgraden deutlich ausgeprägt, ja man kann sagen, dass die Schliessungsdauercontraction überhaupt die einzige der dauernden Schliessung entsprechende Contractionsform des glatten Muschelmuskels darstellt. Vergleicht man hiermit das Verhalten des quergestreiften Muskels unter denselben Bedingungen, so ergeben sich bemerkenswerthe Unterschiede. Es wurde schon erwähnt, dass hier unterhalb einer gewissen Grenze der Stromstärke die Schliessung immer nur eine einmalige „Zuckung“ auslöst, wobei sich der Muskel rasch verkürzt und fast ebenso rasch wieder verlängert, auch wenn der Stromkreis

dauernd geschlossen bleibt. Ist in einem gegebenen Fall die Schliessungszuckung erst maximal geworden, so bedingt eine weitere Steigerung der Stromesintensität zwar keine weitere Zunahme der Zuckungshöhe, wohl aber Veränderungen in der Form der Contractionscurve, welche der Ausdruck einer während der ganzen Dauer der Durchströmung anhaltenden Zusammenziehung des Muskels sind. Wundt (8) hat zuerst beobachtet, dass der Muskel nach Ablauf der Schliessungszuckung nicht sofort seine natürliche Länge wieder erreicht, sondern dass ein grösserer oder geringerer Grad von Verkürzung zurückbleibt, die sich erst im Momente der Oeffnung des Stromkreises rasch und plötzlich ausgleicht, falls nicht diese letztere an sich den Muskel erregt und eine abermalige, stärkere Contraction (Oeffnungszuckung) bewirkt. Die Grösse der Schliessungsdauercontraction wächst auch hier bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des reizenden Stromes; sie ist, wenigstens unter den gegebenen Bedingungen (bei Verzeichnung der Gestaltveränderungen mittels des Hering'schen Doppelmyographen), bei schwachen Strömen unmerklich, tritt aber weiterhin stets deutlich als ein besonderer Curvenabschnitt hervor, indem der absteigende Schenkel der Curve nicht bis zur Abscissenlinie reicht, sondern mehr oder weniger hoch über derselben verläuft, so

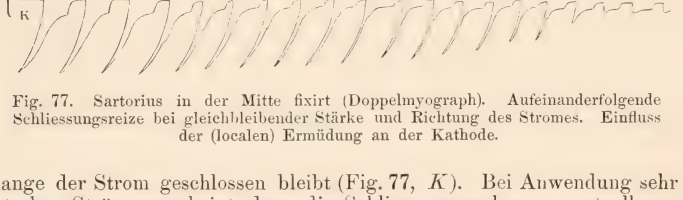


Fig. 77. Sartorius in der Mitte fixirt (Doppelmyograph). Aufeinanderfolgende Schliessungsreize bei gleichbleibender Stärke und Richtung des Stromes. Einfluss der (localen) Ermüdung an der Kathode.

lange der Strom geschlossen bleibt (Fig. 77, *K*). Bei Anwendung sehr starker Ströme erscheint dann die Schliessungszuckung eventuell nur als ein Haken angedeutet, indem der Muskel nach Erreichung des Maximums der Verkürzung nur wenig erschlafft und sich so dem normalen Verhalten des glatten Muschelmuskels nähert. Es scheint, dass dies früher und in höherem Grade bei Präparaten eintritt, welche schon ermüdet und weniger leistungsfähig geworden sind. Ueberhaupt ist die Schliessungsdauercontraction sozusagen viel widerstandsfähiger als die Schliessungszuckung, wie sich unter Anderem auch daraus ergiebt, dass, wenn ein Muskel durch wiederholte Schliessungen bei unveränderter Stromesrichtung ermüdet wird, die Anfangszuckung ziemlich rasch an Grösse abnimmt und alsbald ganz ausbleibt, während die Dauercontraction nur äusserst langsam bei fortschreitender Ermüdung des Muskels an Grösse abnimmt. Die Anfangszuckung ist längst verschwunden, wenn noch immer jede neue Schliessung den Muskel zu dauernder Verkürzung in fast gleichem Grade anregt, wie zu Anfang des Versuches (Fig. 77, *K*); erst sehr spät bleibt auch diese Stromeswirkung aus. In jedem solchen Falle verhält sich dann der quergestreifte Muskel ganz so wie von Anfang an der glatte Muschelmuskel: Es erfolgt über-

haupt keine Schliessungszuckung, sondern nur eine mehr oder minder beträchtliche Dauercontraction. Es zeigt sich also auch in dieser Beziehung wieder eine Uebereinstimmung des ermüdeten quergestreiften mit dem normalen glatten Muskel. Im Verein mit den früher mitgetheilten Thatsachen beweist die Schliessungsdauercontraction unwiderleglich, dass der elektrische Strom den Vorgang der Erregung ebensowohl beim quergestreiften wie beim glatten Muskel während der ganzen Dauer seines Fliessens auslöst.

Viel augenfälliger noch als bei der Schliessungserregung macht sich der Einfluss der Stromesdauer hinsichtlich der Oeffnungserregung geltend, so dass hier der Einfluss der Stromesintensität gegenüber dem der Stromesdauer sehr in den Hintergrund tritt. Ist die Stromesintensität gering und die Schliessungsdauer kurz, so erfolgt niemals eine Oeffnungserregung; Ströme, deren Schliessung der Curaremuskel mit maximalen Zuckungen und starker Dauercontraction beantwortet, bewirken oft bei der Oeffnung noch keine Spur von sichtbarer Erregung, und im günstigsten Falle tritt dann nach langer Schliessungsdauer eine schwache Oeffnungszuckung auf. Obschon nun

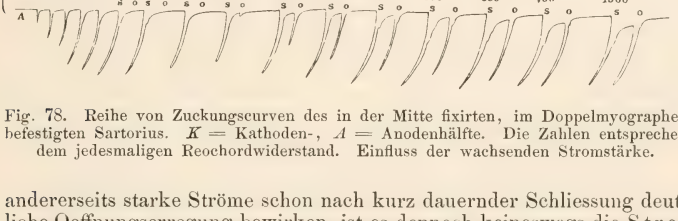


Fig. 78. Reihe von Zuckungscurven des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen befestigten Sartorius. *K* = Kathoden-, *A* = Anodenhälfte. Die Zahlen entsprechen dem jedesmaligen Reochordwiderstand. Einfluss der wachsenden Stromstärke.

andererseits starke Ströme schon nach kurz dauernder Schliessung deutliche Oeffnungserregung bewirken, ist es dennoch keineswegs die Stromesintensität, welche in erster Reihe den Erfolg des Oeffnungsreizes beeinflusst, sondern wesentlich die Dauer der Durchströmung. Dieselben Veränderungen, welche an der Curve der Schliessungscontraction bei wachsender Stromesintensität zu beobachten sind, treten auch an der Curve der Oeffnungscontraction hervor, wenn die Dauer der vorhergehenden Durchströmung gesteigert wird (24).

Die einfachste Art der Formänderung, mit welcher ein quergestreifter Muskel den Oeffnungsreiz beantwortet, ist wieder die Oeffnungszuckung; die Verkürzung erfolgt dann rasch im Momente der Oeffnung des Stromkreises, und fast ebenso rasch erreicht der Muskel wieder seine ihm in der Ruhelage zukommende Länge, so dass ganz analoge Curven entstehen, wie bei der Schliessung schwächerer Ströme. In dieser einfachen Weise verläuft aber die Oeffnungszuckung nur dann, wenn der Muskel sehr erregbar, der Strom nicht zu stark ist, und die Schliessungsdauer nicht zu lange ausgedehnt wird. Starke Ströme liefern fast regelmässig mehr oder weniger gedehnte (tetanische) Oeffnungszuckungen, die dann stets der vorher bestehenden Schliessungs-

dauercontraction aufgesetzt erscheinen, indem der aufsteigende Schenkel der Zuckungscurve sich von der Linie der Dauercontraction als Abscisse erhebt, während der absteigende zur ursprünglichen Abscissenlinie abfällt (Fig. 78).

Lässt man einen starken Strom so lange geschlossen, bis jede Spur der Dauerverkürzung verschwunden ist, so erreicht der Muskel nach Ablauf der Oeffnungszuckung nicht sofort seine natürliche Länge, sondern bleibt dauernd verkürzt (Oeffnungsdauercontraction); die Schliessung des gleichgerichteten Stromes bewirkt in diesem Falle keine Verkürzung, sondern eine Verlängerung des Muskels; man kann sich leicht überzeugen, dass nicht nur die Höhe der Oeffnungszuckung, sondern auch die Grösse der Oeffnungsdauercontraction bis zu einer gewissen Grenze mit der Dauer der vorhergehenden Durchströmung wächst. Bei gesunkener Erregbarkeit des Muskels bleibt, wie bei der Schliessung so auch bei der Oeffnung, die Zuckung ganz aus, und nur die Dauercontraction markirt den Erfolg der Reizung. Der Muskel verkürzt sich dann bei der Oeffnung, bleibt längere Zeit nach Unterbrechung des Stromes verkürzt, verlängert sich aber rasch und sofort bei Schliessung des gleichgerichteten Stromes. Man sieht, dass, sofern es sich um den quergestreiften Muskel handelt, ebensowohl bei der Oeffnungserregung wie bei der Schliessungserregung drei Hauptformen der Verkürzung unterschieden werden können: 1) die einfache Zuckung, 2) Zuckung mit sich unmittelbar anschliessender dauernder Verkürzung und endlich 3) Dauercontraction ohne vorhergehende Zuckung. Von diesen entspricht 1) dem schwächsten Grade der Erregung, 3) ist eine Ermüdungserscheinung. Wundt hat bei seinen Versuchen über die Oeffnungserregung offenbar nur die dritte Form beobachtet; er sagt nämlich (8, p. 142): „Lässt man die Kette noch längere Zeit geschlossen, so erfolgt nun bei der Oeffnung derselben eine Verkürzung; diese geschieht viel langsamer als die Verkürzung bei einer Zuckung; sie bleibt einige Zeit auf ihrem Höhepunkte, und erst allmählich tritt wieder eine geringe Verlängerung ein.“ Es muss dem gegenüber betont werden, dass auch nach stundenlanger Durchströmung, wenn nur für möglichste Erhaltung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens gesorgt ist, eine ausgesprochene Zuckung bei Oeffnung des Stromes erfolgt.

Da die trägen glatten Muskeln überhaupt nicht zucken, so erscheint es fast selbstverständlich, dass wie bei Schliessung so auch bei Oeffnung eines Kettenstromes der Charakter der Gestaltveränderung stets nur dem einer mehr oder weniger starken Dauercontraction entspricht. Stellt man Versuche an dem tonusfreien, möglichst erschlafften Schliessmuskel von Anodonta an, so bedarf es ziemlich starker Ströme und längerer Schliessungsdauer, um eine deutliche Oeffnungscontraction auszulösen, deren Curve dann in Folge der langsamen Erschlaffung des gereizten Muskels der Curve der Schliessungscontraction in der Nähe der Gipfels aufgesetzt erscheint (Fig. 75 *o*). Auch am Ureter des Kaninchens stellte Engelmann fest, dass, wenn eine Oeffnungscontraction stattfinden soll, die Schliessungsdauer eine gewisse zeitliche Grenze übersteigen muss. Diese wird von starken Strömen früher als von schwachen erreicht und desto früher, je grösser die

Erregbarkeit. „Bei grosser Stromstärke und hoher Reizbarkeit kann schon nach einer Schliessungsdauer von weniger als $^1/_4$ Sek. Oeffnungscontraction eintreten, bei Strömen von geringer Intensität und bei herabgesetzter Erregbarkeit bedarf es dazu nicht selten einer Schliessungsdauer von 30—60 Sekunden.“ Im Uebrigen nimmt bei einem gegebenen Strom auf einer bestimmten Stufe der Erregbarkeit die Gesammtdauer der Oeffnungscontraction mit wachsender Schliessungsdauer bis zu einer gewissen Grenze zu. Es stellt sich somit heraus, dass sowohl bei Schliessung wie bei Oeffnung eines Kettenstromes eine **dauernde** Erregung nicht nur glatter, sondern auch quergestreifter Muskeln herbeigeführt wird, deren Grösse im ersten Falle hauptsächlich von der Stromesintensität, im andern Falle auch in hohem Grade von der Dauer der Durchströmung abhängig erscheint.

Sehr eigenthümlich gestaltet sich in Bezug auf das Hervortreten der Oeffnungserregung das Verhalten des noch in einem gewissen

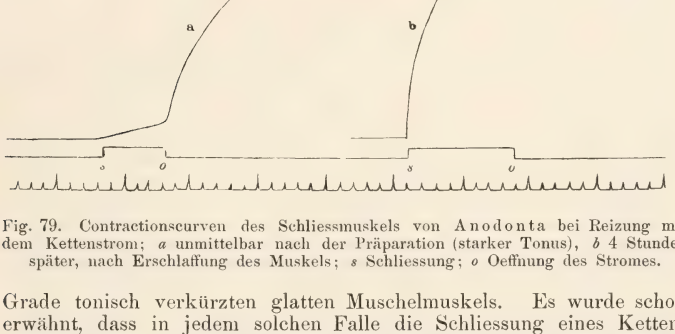


Fig. 79. Contractionscurven des Schliessmuskels von Anodonta bei Reizung mit dem Kettenstrom; *a* unmittelbar nach der Präparation (starker Tonus), *b* 4 Stunden später, nach Erschlaffung des Muskels; *s* Schliessung; *o* Oeffnung des Stromes.

Grade tonisch verkürzten glatten Muschelmuskels. Es wurde schon erwähnt, dass in jedem solchen Falle die Schliessung eines Kettenstromes, wenn überhaupt, nur eine sehr schwache Erregung bewirkt. Da nun der Oeffnungsreiz sowohl am quergestreiften, wie am tonusfreien, glatten Muskel stets viel schwächer wirkt, als unter sonst gleichen Verhältnissen der Schliessungsreiz, so erscheint es sehr auffallend, dass der erste sichtbare Reizerfolg bei einem möglichst frischen, stark „tonischen“ Präparat des Muschelmuskels ausnahmslos nur bei Oeffnung des Stromkreises eintritt, während die Schliessung entweder gänzlich wirkungslos bleibt oder doch nur eine im Vergleich zur Oeffnungscontraction minimale Verkürzung bewirkt (Fig. 79 *a*). Auch wenn man die Intensität eines eben wirksamen Stromes in der Folge sehr bedeutend steigert, beobachtet man keine wesentliche Aenderung in dem Verhalten des Muskels, es sei denn, dass die Oeffnungscontraction dann schon nach ganz kurzer Schliessungsdauer kräftig hervortritt. Handelt es sich um überhaupt wirksame Stromstärken, so genügt in der Regel eine Zeit von 1—2 Sekunden, um eine merkliche Verkürzung des Muskels zu erzielen; doch wächst

innerhalb gewisser Grenzen der Erfolg, wenn bei unveränderter Stromesrichtung und -Stärke die Schliessungszeit verlängert wird. Bemerkenswerth ist noch, dass bei mehrmals wiederholter Reizung desselben Präparates die Grösse der Oeffnungscontraction sehr rasch abnimmt; es scheint dies in Zusammenhang zu stehen mit dem ausserordentlich langsamen Abklingen aller Erregungserscheinungen und so auch der Oeffnungsdauercontraction, indem es minutenlang währt, ehe bei immer gleichbleibender Belastung der verkürzte Muskel seine ursprüngliche Länge wieder erreicht hat. Es ist unter diesen Umständen leicht ersichtlich, dass von einer Vergleichung der Erfolge bei wiederholter Reizung eines und desselben Muskels unter rasch wechselnden Versuchsbedingungen (wie beispielsweise bei verschiedener Schliessungsdauer und Intensität des Stromes) nur sehr bedingungsweise die Rede sein kann, indem bei der ungemeinen Langsamkeit der Wiedererschlaffung eigentlich nur der erste Versuch Berücksichtigung verdient. Man darf wohl annehmen, dass auch andere glatte Muskeln mit entwickeltem „Tonus" Kettenströmen gegenüber ein ähnliches Verhalten zeigen werden, wie das in Rede stehende Präparat. Morgen (9) stellte Versuche an einem ringförmigen Stück des Froschmagens an, welches entweder noch im Zusammenhang mit der Mucosa oder nach Abpräpariren der letzteren zwischen zwei Metallhaken in einer feuchten Kammer aufgehängt wurde, so dass die Gestaltveränderungen des entsprechend belasteten Muskelringes graphisch verzeichnet werden konnten. Es stellte sich bei Reizung mit dem Kettenstrome ein bemerkenswerther Unterschied heraus, je nachdem die Schleimhaut erhalten oder entfernt war. Ersteren Falls traten deutliche Contractionen sowohl beim Schliessen wie Oeffnen des Kreises ein; je mehr aber die Erregbarkeit des in einem gewissen Tonus verharrenden Präparates sank, desto mehr kam die Oeffnungserregung ins Uebergewicht, deren Grösse übrigens auch hier wieder innerhalb gewisser Grenzen mit der Schliessungsdauer wächst. Nach einer sehr langen (meist mehrere Sekunden betragenden) Latenzzeit steigt die Contraction langsam an, so dass sie meist erst nach $^1/_2$ Minute ihr Maximum erreicht hatte. Dann beginnt sofort die Erschlaffung, die sich ebenso langsam oder noch träger vollzieht. Nach Abtrennung der Schleimhaut sah Morgen die Schliessungscontraction in der Regel ganz ausbleiben, und nur bei der Oeffnung des Kreises erfolgte eine starke Verkürzung. Ein analoges Verhalten zeigt sich an dem gleichen Präparat auch nach Vergiftung des Thieres mit Morphium. Dass etwa im gegebenen Falle das Zustandekommen der Schliessungscontraction an nervöse Elemente (Ganglienzellen?) geknüpft ist, erscheint höchst unwahrscheinlich. Im Wesentlichen dürfte es sich nur um eine Folge der durch die Präparation verstärkten tonischen Contraction der Muskelhaut handeln. Bernstein, unter dessen Leitung die Arbeit Morgen's ausgeführt wurde, macht hierbei auch auf den Umstand aufmerksam, dass Präparate, welche sich spontan oft und stark contrahiren, auch besonders starke Schliessungscontractionen geben, während dies bei schlecht erregbaren oder narkotisirten Präparaten nicht der Fall ist.

Es wurde an anderer Stelle bereits erwähnt, dass mehrfach in nicht zu kurzen Pausen wiederholte, an sich unwirksame elektrische Reize sich bei glatten Muskeln leicht zu einer wirksamen Erregung summiren, und Engelmann (l. c. p. 282) hat diese Thatsache so-

wohl für Schliessungs- wie Oeffnungsreize am Kaninchenureter festgestellt. Das letztere gelingt unter Umständen auch am glatten Muschelschliessmuskel (Fig. 80). Bei Anwendung stärkerer Ströme sieht man dann, insbesondere an nicht vollständig erschlafften Präparaten, nach Beendigung einer längere Zeit hindurch fortgesetzten rhythmischen Reizung eine neuerliche weitere Verkürzung erfolgen, über deren Natur als Oeffnungscontraction kein Zweifel bestehen kann und deren Entstehung durch Summation an sich unwirksamer Oeffnungsreize zu erklären ist, wie dies für das gleiche Object auch schon von Fick (4, p. 44 und p. 50) nachgewiesen wurde. Ich stehe nicht an, in dieser Erscheinung ebenso ein Analogon jener „Endzuckung“ zu erblicken, welche, wie früher erwähnt wurde, am Schluss einer tetanisirenden Reizung quergestreifter Muskeln mit sehr frequenten inducirten Strömen bisweilen hervortritt, wie die

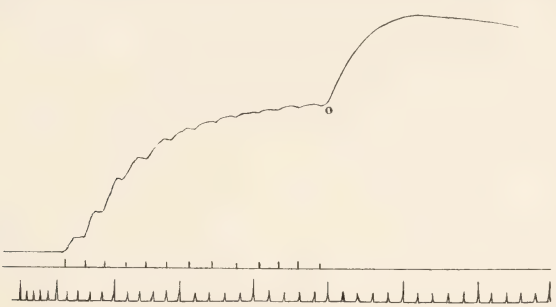


Fig. 80. Oeffnungscontraction (o) des Muschelschliessmuskels (Anodonta) nach rhythmischer Reizung mit einem starken Kettenstrom (10 Dan.). Während der Reizung unvollkommener Tetanus. Die Zeitmarken entsprechen Sekunden.

„Anfangszuckung“ unter gleichen Umständen als Analogon der Schliessungszuckung bei Reizung mit dem Kettenstrome aufzufassen sein dürfte.

Als ein wesentliches unterscheidendes Merkmal zwischen den durch einzelne Inductionsschläge und Schliessung bezw. Oeffnung von Kettenströmen ausgelösten „Zuckungen“ quergestreifter Muskeln wurde oben schon der gestrecktere Verlauf („tetanische Charakter“) der letzteren besonders hervorgehoben. Der ganze Verkürzungsvorgang in allen seinen einzelnen Phasen (besonders aber im Stadium der absteigenden Energie) dauert entsprechend der grösseren Dauer des Schliessungs- oder Oeffnungsreizes länger. Es ist nun eine Frage von erheblichem theoretischen Interesse, wie sich das Stadium der latenten Reizung in beiden Fällen verhält. Sehr eingehende Untersuchungen hierüber verdanken wir Tigerstedt (2), nachdem bereits v. Bezold (10) festgestellt hatte, dass bei nicht übermässig starken Strömen die Schliessungszuckung eine kürzere Latenzdauer hat, als eine Schliessungsinductionszuckung. Der Unterschied beträgt (beim nicht curarisirten Gastrocnemius) durchschnittlich nach Tigerstedt 0,003″. Ich selbst habe die gleiche Thatsache bei später noch näher zu besprechenden Versuchen am

curarisirten Sartorius ausnahmslos beobachtet. Wie schon v. Bezold fand, ist die Grösse des Latenzstadiums bei Reizung mit Kettenströmen sehr wesentlich von der Stärke derselben abhängig, und zwar um so beträchtlicher, je schwächer die zur Reizung verwendeten Kettenströme sind. Wird die Intensität der letzteren sehr gesteigert, so kann es schliesslich zu einer völligen Ausgleichung des anfänglich sehr beträchtlichen Unterschiedes kommen. Noch länger als bei den Schliessungszuckungen ist in der Regel das Latenzstadium der Oeffnungserregung, so dass bei schwächeren Kettenströmen der Unterschied gegenüber den Inductionszuckungen noch viel ausgeprägter hervortritt, als bei diesen und Schliessungszuckungen. Durch Steigerung der Stromesintensität und der Schliessungsdauer lässt sich derselbe aber auch in diesem Falle fast ganz ausgleichen. Fragt man nun nach der Ursache der kürzeren Latenzdauer von Schliessungs- und Oeffnungs-Inductionszuckungen, so liegt, wie es scheint, eine Antwort sehr nahe, wenn man sich erinnert, dass zur Auslösung einer „Zuckung“ eine gewisse Steilheit des Ansteigens der Stromesintensität im Muskel erforderlich ist. Nach einem seiner Zeit von Du Bois-Reymond aufgestellten Gesetze sollte der elektrische Strom nicht erregend wirken durch seine absolute Dichte, sondern durch die Veränderung derselben von einem Augenblick zum andern, und zwar wäre die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gehen, oder je kürzer sie in der Zeiteinheit sind. Wenn man nun andererseits Grund hat, vorauszusetzen, dass in Folge der geringeren Spannung Kettenströme von mittlerer Stärke ihre Dichte im Muskel weniger steil als Inductionsströme verändern, so würde die längere Latenzdauer wenigstens der Schliessungszuckungen, wie Tigerstedt (l. c. p. 197) bemerkt, von rein physikalischen Factoren abhängen und eine selbstverständliche Consequenz des erwähnten „allgemeinen Gesetzes“ von Du Bois-Reymond sein. Nun wurde aber bereits gezeigt, dass wenigstens der erste Theil dieses letzteren für den Muskel keine Geltung hat. Es wird im Folgenden auch der zweite Theil des Gesetzes als nicht allgemein gültig zu erweisen sein. Damit fällt aber doch nicht die Möglichkeit weg, die erwähnten Unterschiede des Latenzstadiums in der angedeuteten Weise zu erklären.

Es handelt sich hier offenbar nur um den Beginn der Contraction, nicht um deren endgültige Grösse und weiteren Verlauf. Obschon daher die erregende Wirkung kurzdauernder inducirter Ströme zweifellos geringer ist, als die von Kettenströmen, sofern man die Grösse und Dauer der Zuckungen berücksichtigt, so ist es doch leicht denkbar, dass jener Grad der Stromesdichte, welcher zur Auslösung einer, wenn auch kleineren, Zuckung erforderlich ist, bei inducirten Strömen rascher erreicht wird, als beim Kettenstrome.

Dies führt unmittelbar zur Untersuchung der Frage, wie sich überhaupt die Abhängigkeit der Reizwirkungen von dem zeitlichen Verlauf der elektrischen Bewegung gestaltet. Werfen wir hier einen vergleichenden Blick auf die Gesammtheit contractiler Substanzen, so ergiebt sich unmittelbar die wichtige Thatsache, dass rasche Dichtigkeitsschwankungen eines Stromes zwar geeignet sind, rasch bewegliche Plasmaarten (quergestreifte Muskeln) wirksam zu erregen, während sie hingegen trägeren Theilen gegenüber

sich unwirksam erweisen. Es findet dies seinen klarsten Ausdruck in dem bekannten Umstande, dass normale quergestreifte Muskeln bei Reizung mit dem Kettenstrome ganz vorwiegend im Momente des Entstehens und Verschwindens (der Schliessung und Oeffnung) zucken. Die sichtbaren Erscheinungen der Dauererregung treten um so mehr zurück, die erregenden Wirkungen der Stromesschwankungen dagegen um so mehr in den Vordergrund, je rascher beweglich das reizbare Plasma ist. Für diesen Satz bietet die Summe der Erfahrungen an contractilen Substanzen hinreichende Belege. In sehr charakteristischer Weise macht sich dies auch dann geltend, wenn man die Wirkung eines ganz allmählich anschwellenden Stromes bei verschiedenen irritablen Gebilden untersucht. Schliesst man wie gewöhnlich den Kettenkreis mit der Hand, etwa durch Eintauchen eines Drahtes in Quecksilber, so steigt natürlich die Intensität äusserst rasch von Null bis zur vollen Höhe an, wobei übrigens die Gestalt der Schwankungscurve im Einzelnen unbekannt bleibt. Wenn man nun aber eine Vorrichtung benutzt, mittelst deren die Intensität des Stromes ganz allmählich von Null ab gesteigert werden kann, wie etwa beim langsamen und gleichmässigen Verschieben des Schlittens am Du Bois'schen Rheochord, so lässt sich leicht zeigen, dass derselbe Strom, dessen plötzliche Schliessung eine maximale Zuckung mit anschliessender Dauercontraction auslöst, keine Spur von Verkürzung oder günstigsten Falles eine schwache Dauercontraction des quergestreiften Muskels bewirkt. Wiederholt man dagegen denselben Versuch an einem aus glatten Muskelzellen bestehenden Präparat, wie etwa dem Schalenschliesser von Anodonta, so ergiebt sich ein wesentlich anderes Resultat. Fick erwähnt zwar (4), dass es ihm gelungen sei, auch diesen Muskel „ohne alle Verkürzung in Ströme von ziemlich beträchtlicher Stärke einzuschleichen", doch war hierzu eine ausserordentlich langsame Steigerung der Stromstärke, die sich über mehrere Minuten erstreckte, erforderlich. Dass aber unter diesen Umständen keine sichtbaren Erregungserscheinungen auftreten, kann wohl kaum überraschen, wenn man berücksichtigt, dass der Einfluss der immer zunehmenden Ermüdungsveränderungen der Muskelsubstanz an allen jenen Stellen, wo, wie wir sehen werden, der Strom während seiner Dauer den Vorgang der Erregung auslöst, sich in um so höherem Grade geltend machen muss, je langsamer die Intensität anwächst. Wirkt ja in jedem folgenden Zeitmomente der Strom auf Faserstellen ein, welche bereits während der ganzen vorhergehenden Durchströmungszeit um so mehr modificirt wurden, je länger dieselbe dauerte. Uebrigens lässt sich leicht zeigen, dass, wie zu erwarten war, gerade der Muschelmuskel im erschlafften Zustande für Einschleichen des Stromes in besonders hohem Grade empfindlich ist.

Befindet sich ein Rheochord im Reizkreise, und schaltet man so viele Elemente ein, dass deren Strom voraussichtlich genügen würde, um ohne Rheochord eine starke Schliessungscontraction auszulösen, so beobachtet man stets auch dann eine ganz analoge, der Entstehung einer Schliessungsdauercontraction entsprechende Gestaltveränderung des Muskels, wenn der Rheochordschlitten allmählich und möglichst gleichmässig von der Nullstellung aus vorgeschoben wird. Die Contraction beginnt, wenn der Strom eine gewisse Intensität erreicht hat,

worauf die Curve sich um so steiler erhebt, je rascher das Vorschieben des Schlittens erfolgt. Ich konnte auf diese Weise bisweilen noch starke Wirkungen erzielen, wenn die Stromesintensität langsam während 2 Minuten gesteigert wurde; allerdings erfordert der Versuch dann sehr empfindliche Präparate.

Mit Rücksicht auf die vorstehend mitgetheilten Erfahrungen darf man wohl behaupten, dass jede als „Zuckung“ zu bezeichnende Gestaltveränderung eines geeigneten Muskels zu ihrer Entstehung stets einer mehr oder weniger raschen positiven oder negativen Dichtigkeitsschwankung des Stromes bedarf, ob diese nun von Null oder einem endlichen Werthe ausgeht und da, wie sich bei partieller Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels ohne Weiteres ergiebt, bei Totalreizung aber später noch zu beweisen sein wird, jeder Zuckung

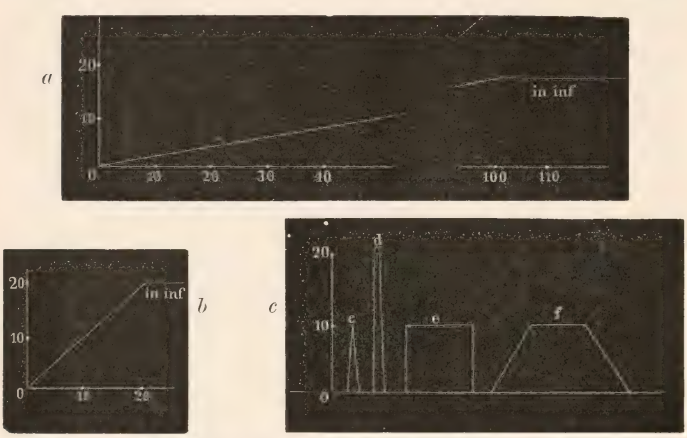


Fig. 81. *a*, *b*, *c* Verschiedene Formen von Schwankungscurven der Stromesintensität nach A. Fick. Die Abscissen bedeuten die Zeiten in Sekunden, die Ordinaten die Stromstärke.

eine durch die ganze Länge des Muskels ablaufende Contractionswelle entspricht, so scheint durch eine rasche Stromschwankung vor Allem die Fortleitung der Erregung vom Orte der directen Reizung bedingt und vermittelt zu werden. Während demnach die Stärke der Erregung in erster Linie von Intensität, Dichte und Dauer des Stromes abhängt, ist die Auslösung einer Contractionswelle auch noch von der Art (Steilheit) des Ansteigens der Stromesintensität im Muskel abhängig.

Die vorstehend mitgetheilten Sätze lassen sich nach dem Vorgange von Fick (4, p. 25 f.) durch eine einfache graphische Darstellung noch anschaulicher machen (Fig. 81). Die Abscissen bedeuten die Zeiten, die Ordinaten entsprechen der jeweiligen Stromstärke. Während nun in einem gegebenen Falle ein Strömungsvorgang, wie er in Fig. 81 (*a*) dargestellt ist, weder den quergestreiften noch den glatten Muskel sichtbar zu erregen vermag, so kann ein Strömungsvorgang

wie etwa Fig. 81 (*b*) für den letzteren ein wirksamer Reiz sein. Zur Entstehung der Schliessungszuckung beim quergestreiften Muskel würde dann unter allen Umständen ein höherer Grad der Steilheit der Stromesdichtigkeitscurve erforderlich sein. Bei Stromschwankungen, welche vom Werthe Null ausgehen und wieder dahin zurückkommen, sind beispielsweise folgende Fälle möglich: Eine Schwankung von der Form (Fig. 81, *c c*), wie sie etwa einem einzelnen schwachen Inductionsstrom oder einem „Stromstoss" entspricht, wirkt eventuell nicht zuckungserregend, wohl aber eine von der Form (*d*), weil hier die geringe Dauer des Stromes durch grosse Intensität aufgewogen wird. Dagegen kann eine Schwankung von der Form (*e*) auf dasselbe Präparat, welches (*c*) unerregt liess, als Reiz wirken, weil hier die grössere Dauer die geringere Intensität compensirt, und dasselbe würde vielleicht auch Betreffs einer Schwankung mit geringerer Steilheit des Anstiegs und Abfalls gelten (*f*).

Auf die verschiedene Art des Ansteigens der Stromesintensität pflegt man gewöhnlich auch die auffallende Ueberlegenheit der erregenden Wirkung des Oeffnungs-Inductionsstromes zurückzuführen, die sich nicht nur an quergestreiften, sondern auch an glatten Muskeln, ja, wie es scheint, bei fast allen irritablen Gebilden im gleichen Sinne geltend macht. Da jedoch die hierüber vorliegenden Untersuchungen sich bisher fast ausschliesslich auf den motorischen Nerven beziehen, so dürfte es zweckmässiger sein, die Erörterung der betreffenden Thatsachen an anderem Orte zu bringen, wo dann auch die wenigen Erfahrungen mitgetheilt werden sollen, die man bisher hinsichtlich der Abhängigkeit der Erregung von der genaueren Gestalt der Schwankungscurve der Stromesintensität gewonnen hat.

Wie in mancher anderen Beziehung, so scheint auch dem Kettenstrome gegenüber das Verhalten des Herzmuskels eine Ausnahme zu bilden. Nachdem zuerst Eckhardt (11) beobachtet hatte, dass die ganglienfreie Herzspitze des Frosches rhythmisch pulsirt, wenn ein constanter elektrischer Strom durch dieselbe geleitet wird, ist diese leicht zu bestätigende Thatsache wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (12). Die Frequenz der Pulsationen nimmt mit der Stärke des Stromes bis zu einer gewissen Grenze zu. Erinnert man sich der früher besprochenen Erfahrung, dass der Herzmuskel auch andere continuirlich einwirkende, stetige Reize, wie insbesondere mechanische und chemische, mit rhythmischen Erregungserscheinungen beantwortet, so kann die erwähnte Wirkung dauernder Durchströmung kaum überraschen, und es erhebt sich nur die Frage, ob es sich dabei wirklich um eine specifische Eigenthümlichkeit des Herzmuskels handelt und nicht vielmehr um eine solche, die an demselben nur in einer sozusagen extremen Weise entwickelt erscheint. In der That hat Hering (13) schon vor längerer Zeit beobachtet, dass ein curarisirter Sartorius vom Frosch unter Umständen bei dauernder Nebenschliessung des eigenen Längsquerschnittstromes durch Eintauchen in 0,6 % NaCl, sowie auch bei Einwirkung sehr schwacher künstlicher Ströme in rhythmische Erregung geräth, sich also seinerseits ganz ähnlich verhält, wie, nach Kühne's und meinen Beobachtungen, bei chemischer Reizung. Dabei handelte es sich aber nur um schwache Contractionen des gänzlich unbelasteten und noch überdies in Flüssigkeit getauchten Muskels. Es ist mir aber später gelungen, auch an dem im Hering'-

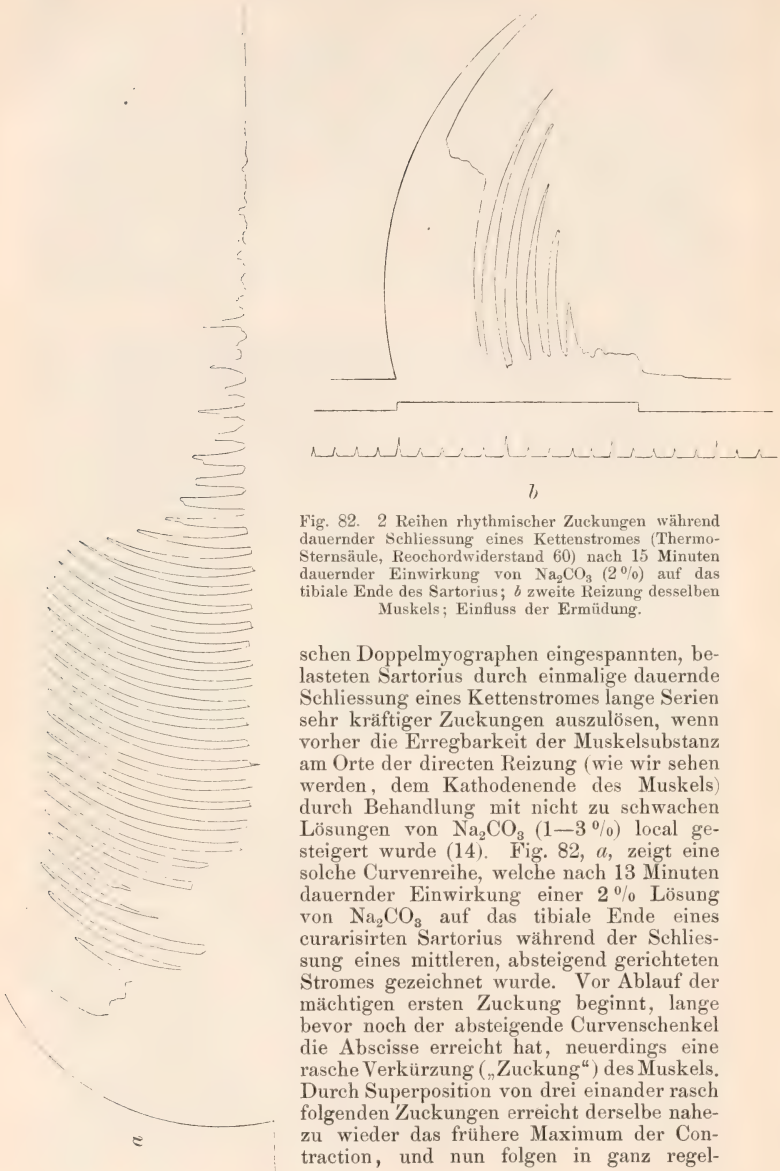


Fig. 82. 2 Reihen rhythmischer Zuckungen während dauernder Schliessung eines Kettenstromes (Thermo-Sternsäule, Reochordwiderstand 60) nach 15 Minuten dauernder Einwirkung von Na_2CO_3 (2 %) auf das tibiale Ende des Sartorius; *b* zweite Reizung desselben Muskels; Einfluss der Ermüdung.

schen Doppelmyographen eingespannten, belasteten Sartorius durch einmalige dauernde Schliessung eines Kettenstromes lange Serien sehr kräftiger Zuckungen auszulösen, wenn vorher die Erregbarkeit der Muskelsubstanz am Orte der directen Reizung (wie wir sehen werden, dem Kathodenende des Muskels) durch Behandlung mit nicht zu schwachen Lösungen von Na_2CO_3 (1—3 %) local gesteigert wurde (14). Fig. 82, *a*, zeigt eine solche Curvenreihe, welche nach 13 Minuten dauernder Einwirkung einer 2 % Lösung von Na_2CO_3 auf das tibiale Ende eines curarisirten Sartorius während der Schliessung eines mittleren, absteigend gerichteten Stromes gezeichnet wurde. Vor Ablauf der mächtigen ersten Zuckung beginnt, lange bevor noch der absteigende Curvenschenkel die Abscisse erreicht hat, neuerdings eine rasche Verkürzung („Zuckung") des Muskels. Durch Superposition von drei einander rasch folgenden Zuckungen erreicht derselbe nahezu wieder das frühere Maximum der Contraction, und nun folgen in ganz regel-

mässigem Rhythmus 25 kräftige, der Anfangszuckung an Grösse zunächst kaum nachstehende Einzelzuckungen, welche, Anfangs etwas dichter gedrängt, später in Zwischenräumen von etwa 1 Sekunde ausgelöst werden. Von der 20. Zuckung an nimmt die Grösse der Verkürzung rasch ab, und schliesslich bleibt nur eine spurweise Dauercontraction übrig, die erst bei Oeffnung des Stromes völlig schwindet. Es scheint, dass die einzelnen Impulse sich Anfangs rascher folgen, als später. Bisweilen nehmen die gewissermaassen aus der Auflösung der Schliessungsdauercontraction hervorgehenden rhythmischen Zuckungen im Verlaufe einer Curvenreihe plötzlich rasch an Höhe zu, wobei die Verbindungslinie der Gipfelpunkte zunächst steil ansteigt, um ebenso rasch unter Abnahme der Zuckungshöhe wieder abzusinken (Fig. 83), ein Verhalten, welches an das bekannte treppenartige Anwachsen der Zuckungen verschiedener Muskeln bei Reizung mit gleichstarken Inductionsströmen erinnert. Da bei Anwendung sehr starker Ströme,

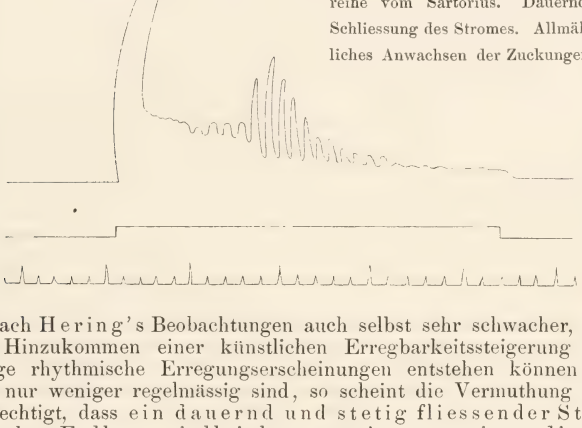


Fig. 83. Rhythmische Zuckungsreihe vom Sartorius. Dauernde Schliessung des Stromes. Allmähliches Anwachsen der Zuckungen.

wie nach Hering's Beobachtungen auch selbst sehr schwacher, auch ohne Hinzukommen einer künstlichen Erregbarkeitssteigerung ganz analoge rhythmische Erregungserscheinungen entstehen können, die meist nur weniger regelmässig sind, so scheint die Vermuthung nicht unberechtigt, dass ein dauernd und stetig fliessender Strom in vielen Fällen, vielleicht sogar immer, einen discontinuirlichen Erregungszustand setzt, der nur deshalb zu einer scheinbar stetigen Contraction führt, weil die Bedingungen des Versuches in der Regel derart sind, dass schwache, wenig kräftige oder nur auf einzelne Faserbündel beschränkte rhythmische Contractionen ohne sichtbaren mechanischen Effect bleiben. Von diesem Gesichtspunkte aus würde man demnach in der That von tetanischen Schliessungszuckungen und von einem tetanischen Charakter der Schliessungsdauercontraction sprechen können, ja es erscheint sogar zweifelhaft, ob bei Reizung curarisirter Muskeln mit starken Kettenströmen wirklich einfache, nicht tetanische Schliessungszuckungen überhaupt vorkommen; der gedehnte Verlauf spricht jedenfalls eher zu Gunsten dieser Anschauung als dagegen. Inwieweit hier jedoch ein Rückschluss auch auf die Wirkungsweise schwächerer

Ströme gestattet ist, muss vorläufig unentschieden bleiben, ebenso wie es auch auf Grund der bis jetzt vorliegenden Erfahrungen nicht möglich erscheint, die discontinuirliche Natur der Schliessungsdauercontraction als Regel hinzustellen, wenngleich Manches dafür zu sprechen scheint. Wenn bei dem Herzmuskel ganz regelmässig und ausnahmslos, bei dem quergestreiften Skelettmuskel wenigstens unter gewissen Bedingungen der constante Strom während seiner Schliessung rhythmisch sich folgende Contractionen auslöst, so ist dies, wie es scheint, viel häufiger bei glatten Muskeln der Fall. Hier hat zuerst Engelmann (5) am Ureter des Kaninchens eine Erscheinung beobachtet, welche, wie ich glaube, ohne Bedenken als ein Analogon der vorstehend erörterten Thatsachen gelten darf. Ich meine jene periodisch von der Kathode des constanten Stromes ausgehenden Contractionswellen, welche entstehen, ohne dass merkliche Verschiebungen des Reizobjectes auf den Elektroden nachweisbar waren. „Die Zahl der während einer Schliessungsdauer von 1—2 Minuten beobachteten Contractionen betrug bei Reizung mit schwachen Strömen gewöhnlich weniger (2—3), bei Reizung mit starken mehr (5—7). Die Zeiträume, in denen sich die Wellen folgten, schwankten zwischen 4 und 20 Sekunden. Häufig waren die Perioden ziemlich gleich und kurz, in anderen Fällen von verschiedener Dauer. In der Zeit zwischen zwei Wellen pflegte, wenigstens bei stärkeren Strömen, der Ureter an der negativen Elektrode nicht ganz zu erschlaffen (Schliessungsdauercontraction)." Auch nach Oeffnung des constanten Stromes sah Engelmann am Ureter der Ratte (l. c. p. 414) mehrmals periodische Contractionswellen von der Stelle des positiven Poles ausgehen, eine Erscheinung, zu der als Analogon die Thatsache gelten darf, dass auch am Sartorius unter den früher erwähnten Bedingungen bisweilen, wiewohl seltener, die Auflösung einer Oeffnungsdauererregung in rhythmische Einzelzuckungen beobachtet wird. In der Regel kommt es freilich nur zu mehr oder weniger gedehnten Einzelzuckungen, über deren tetanische Natur eine sichere Entscheidung nicht möglich ist.

Wie man sieht, besteht also ein principieller Unterschied hinsichtlich der am Herzen, sowie an anderen quergestreiften und glatten Muskeln bei constanter Durchströmung zu beobachtenden Erscheinungen in keiner Weise, und nur in quantitativer Beziehung machen sich Verschiedenheiten insofern geltend, als rhythmische Erregungsauslösung, welche im einen Falle ausnahmslose Regel ist, andernfalls nur unter gewissen Bedingungen erfolgt. Die sehr viel langsamere Aufeinanderfolge der einzelnen Contractionswellen bei elektrischer Reizung des Ureter erklärt sich leicht durch die geringere Erregbarkeit und trägere Reaction der glatten im Vergleich zu quergestreiften Muskeln. Besteht ja doch, wie später zu zeigen sein wird, ein ähnliches Verhältniss auch wieder zwischen diesen letzteren und den motorischen Nerven, so dass sich in gradweiser Abstufung dieselben Erscheinungen bei elektrischer Reizung glatter Muskeln, des Herzmuskels, quergestreifter Stammesmuskeln und motorischer Nerven wiederholen. Man kann hieraus zugleich ersehen, dass die Aufeinanderfolge der rhythmischen Erregungsimpulse im Allgemeinen eine um so raschere ist, je grösser die Erregbarkeit ist. Es ergiebt sich dies nicht nur aus einer vergleichenden Betrachtung der Reizerfolge an glatten und quergestreiften Muskeln, Herzmuskel und Nerven, sondern auch aus den Erscheinungen, welche man bei jedem einzelnen Reiz-

versuche an einem dieser Gebilde beobachtet. Sinkt die Erregbarkeit unter dem Einfluss des Stromes oder aus anderen Gründen unter einen gewissen Grenzwerth, so hört unter allen Umständen die Möglichkeit rhythmischer Dauererregung auf; es kommt bloss zur Auslösung einer einzigen „Zuckung" oder zur Entwicklung einer wenigstens anscheinend stetigen Dauercontraction. Man könnte geneigt sein, in den vorstehend besprochenen Erscheinungen eine Ausnahme jenes Satzes zu erblicken, wonach die Auslösung einer „Zuckung" (beziehungsweise einer sich fortpflanzenden Contractionswelle) stets nur durch eine mehr oder weniger steile Intensitätsschwankung des elektrischen Stromes vermittelt wird. Es darf aber dabei nicht vergessen werden, dass dies im Grunde nur bedeutet, dass die durch den Strom (wie durch jedes beliebige andere Reizmittel) gesetzten Veränderungen der erregbaren Substanz mit einer gewissen Raschheit von Null oder einem endlichen Werthe anwachsen müssen, wenn es überhaupt zur Entstehung einer Contractionswelle kommen soll. Mehr oder weniger rasche Schwankungen des Erregungszustandes einer irritablen Substanz sind aber auch denkbar und kommen wirklich vor, wenn die Reizursache an sich ganz stetig wirkt; man braucht hier nur an die Pulsationen der Herzspitze bei chemischer oder mechanischer Reizung zu erinnern. Es hängt dies offenbar wesentlich nur von der Natur und dem Erregbarkeitszustand der betreffenden Substanz ab.

Nachdem wir die Abhängigkeit der Erregung von der Intensität des Stromes, sowie von der Dauer und Art des Ansteigens des letzteren im Allgemeinen kennen gelernt haben, erübrigt es noch, den Einfluss der Stromesrichtung näher ins Auge zu fassen. Es scheint von vornherein klar, dass dieselbe bei reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels kaum eine Rolle spielen kann, wenn dieser wirklich geometrisch regelmässig gebaut und insbesondere an beiden Enden gleich dick wäre, so dass die Dichte des Stromes allerorts gleich sein würde. Derartige Präparate stehen aber kaum zur Verfügung, und gerade der am meisten benützte, verhältnissmässig regelmässige Frosch-Sartorius bietet, wie wir sehen werden, ein sehr abweichendes Verhalten. Ehe aber hierauf näher eingegangen werden kann, muss des ausserordentlich auffallenden Einflusses gedacht werden, welchen der Durchströmungswinkel, d. i. der Winkel zwischen Strom- und Faserrichtung, in Bezug auf die Erregung spielt.

Frühere Beobachter waren bei ihren diesbezüglichen Versuchen zu sehr widersprechenden Resultaten gelangt, und speciell Sachs (15) vertrat die Ansicht, dass der Muskel gleiche Erregbarkeit für quere wie für longitudinale Durchströmung besitze; doch giebt die von ihm angewendete Versuchsmethode begründeten Zweifeln Raum, ob ein den Muskel wirklich in rein querer Richtung durchfliessender elektrischer Strom wirksam zu erregen vermag. Zwei Nadelspitzen dienten in diesen Versuchen als Elektroden und wurden so mit dem Muskel in Berührung gebracht, dass ihre Verbindungslinie in genau querer Richtung die Muskelfasern schnitt, also auch ein durch dieses Nadelpaar gehender Strom in einer im Wesentlichen queren Richtung die Muskelfasern durchfliessen musste. Dass aber unter diesen Umständen selbst bei genauester Querdurchströmung longitudinale Stromfäden auftreten müssen, ist fast selbstverständlich. Es kommt dann nur auf die Stärke des Reizstromes an, ob dieselben auch ihrerseits Erregungen auszulösen vermögen. Sachs war nun der Ansicht, dass

die Stromstärke, welche bei seiner Versuchsanordnung eben wirksam ist, allein durch den elektrischen Verbindungsfaden der beiden Elektrodenspitzen wirke, was, wie Leicher (16) richtig bemerkt, nur unter gewissen, nicht zutreffenden Voraussetzungen gelten könnte.

Ein besseres Verfahren, das schon 1838 Matteucci angegeben hat und welches dann auf Hermann's Anregung zuerst von Luchsinger (17) für den Nerven angewendet wurde, besteht darin, das zu durchströmende Object (Nerv oder Muskel) in eine leitende, möglichst indifferente Flüssigkeit zu versenken, in welche auch die stromzuführenden Elektroden eintauchen. In diesem Falle wird der senkrecht zur Verbindungslinie der Elektroden liegende Muskel entweder nur oder doch ganz vorwiegend von senkrechten Stromfäden getroffen, das erstere, wenn die Elektroden linear bezw. flächenhaft, das letztere, wenn sie punktförmig sind. Tschirjew (18), welcher sich dieser Methode bediente, fand nun zwar, dass zur Erregung des Muskels bei querer Durchströmung eine grössere Stromstärke erforderlich ist, als bei longitudinaler, glaubte jedoch, demungeachtet mit Rücksicht darauf, dass nach Hermann der Leitungswiderstand des Muskels in der Querrichtung sehr viel grösser ist, als in der Längsrichtung (4—9mal so gross), so dass bei longitudinaler Durchströmung ein grösserer Stromantheil durch denselben geht, als bei querer, annehmen zu müssen, dass der Muskel für quere Durchströmung sogar noch erregbarer sei, als für longitudinale. Indessen müssen sowohl diesen Versuchen gegenüber, wie auch gegen jene, welche Giuffrè, Albrecht und Meyer (19) unter Hermann's Leitung anstellten, schwerwiegende methodische Bedenken geltend gemacht werden, die übrigens schon von Hermann selbst hervorgehoben wurden. Tschirjew band an beide Enden des ausgeschnittenen, in den Reiztrog versenkten Muskels Seidenfäden, durch welche dieser mit einem Muskelzeiger verbunden werden konnte, oder benützte gar kleine quadratische Muskelstückchen; in ähnlicher Weise suchte Giuffrè die Schwierigkeiten, welche durch die unregelmässige Form der Enden des benützten Muskels (Sartorius) bedingt werden, dadurch zu umgehen, dass er nur den durch künstliche Querschnitte begrenzten parallelfaserigen Theil des Sartorius in die Flüssigkeit versenkte. Da nun, wie später gezeigt werden soll, die erregende Wirkung eines Stromes ganz ausserordentlich vermindert wird, wenn derselbe durch künstliche Schnittflächen oder anderweitig verletzte Faserstellen ein- und austritt, so ist klar, dass bei allen den zuletzt erwähnten Versuchen das Erregbarkeitsverhältniss unter Umständen sogar zu Gunsten der Querdurchströmung verändert erscheinen kann. Wenn nichtsdestoweniger thatsächlich eine viel geringere Erregbarkeit des Muskels bei reiner Querdurchströmung gefunden wurde, so kann man dies nur als einen Beweis a fortiori ansehen, dass die letztere als ein schwächerer Reiz wirkt wie die Längsdurchströmung.

Eine experimentelle Entscheidung in diesem Sinne brachten die Untersuchungen von D. Leicher. Derselbe bediente sich eines Apparates, welcher im Wesentlichen mit einer von Hering zu demselben Zwecke schon viel früher benützten Vorrichtung übereinstimmt (Fig. 84). Der Muskel (curarisirter Sartorius) wird mittels der beiden daran gelassenen Knochen in ganz ähnlicher Weise zwischen zwei Klemmen fixirt wie bei dem Hering'schen Doppelmyographen; die eine Klemme ist fix, die andere, frei bewegliche, überträgt die Bewegung

des Muskels auf einen Schreibhebel. Der „Reiztrog“ besteht aus einem parallelepipedischen Hartgummikästchen, dessen beiden kürzeren Wände mit amalgamirten Zinkplatten verkleidet sind, die den Strom zuführen. In einiger Entfernung von diesen befinden sich noch zwei Scheidewände aus gebranntem porösen Thon, so dass jederseits eine Rinne entsteht, welche den etwa quadratischen Innenraum des Troges abgrenzt. Während dieser letztere 0,6 % NaCl-Lösung enthält, werden die beiden Rinnen mit concentrirter Zinksulphatlösung gefüllt. Der Muskel wird nun, durch ein Gewicht gehörig gespannt, in völlig un-

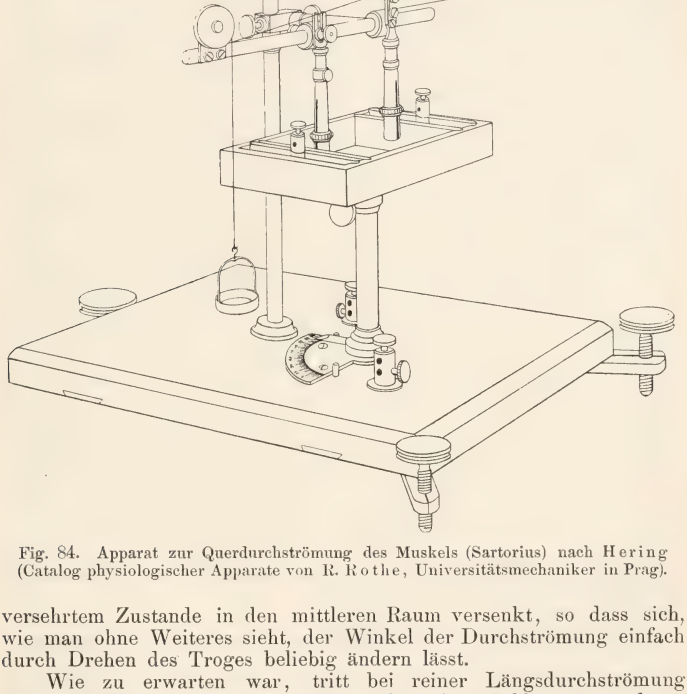


Fig. 84. Apparat zur Querdurchströmung des Muskels (Sartorius) nach Hering (Catalog physiologischer Apparate von R. Rothe, Universitätsmechaniker in Prag).

versehrtem Zustande in den mittleren Raum versenkt, so dass sich, wie man ohne Weiteres sieht, der Winkel der Durchströmung einfach durch Drehen des Troges beliebig ändern lässt.

Wie zu erwarten war, tritt bei reiner Längsdurchströmung (Winkel 0) gerade wie ausserhalb der Flüssigkeit, Schliessungszuckung bezw. eine Schliessungsdauercontraction hervor, dagegen beobachtete Leicher bei den benützten Stromstärken (9 Daniell) niemals eine wirksame Oeffnungserregung. Trifft ein Strom den Muskel unter einem Winkel von 45 °, so zeigt sich derselbe zwar wirksam, aber viel schwächer, als bei reiner Längsdurchströmung. „Lässt man endlich den Strom genau quer unter einem Winkel von 90 ° den Muskel durchfliessen, so bleibt er in der Regel ganz in Ruhe. Selten findet bei querer Durchströmung eine schwache Erregung statt, die trotz

ihrer geringen Grösse einen Unterschied bemerken lässt, sobald die Stromesrichtung verändert wird.“ Die gänzliche Unerregbarkeit des quergestreiften Muskels für genau senkrecht zur Faseraxe gerichtete elektrische Ströme dürfte nach diesen leicht zu bestätigenden Versuchen wohl als eine hinlänglich gesicherte Thatsache gelten. Es ist selbstverständlich, dass sich die Versuche in reiner Form nur an einem möglichst regelmässig gebauten, parallelfaserigen Muskel anstellen lassen, und dass alle Präparate mit complicirterem Faserverlauf von vornherein ausgeschlossen sind. Für glattmuskelige Theile liegen entsprechende Versuche bisher nicht vor, doch darf man wohl annehmen, dass auch hier, sofern nur die contractilen Fibrillen parallel verlaufen, quere Durchströmung unwirksam bleibt. Es ist klar, dass die Thatsache der Abhängigkeit der Erregung von der Grösse des Winkels, unter welchem die in einer Richtung gestreckten, contractilen Theile von den Stromfäden getroffen werden, für die theoretische Auffassung der Wirkungsweise des Stromes von der grössten Bedeutung ist. Ehe jedoch hierauf näher eingegangen werden kann, muss noch ein anderes Fundamentalgesetz der elektrischen Erregung erörtert werden, die Frage betreffend, an welchen Punkten der unmittelbar durchflossenen Muskelstrecke der Strom bei seinem Entstehen oder Verschwinden, sowie während der Dauer seines Fliessens den Erregungsvorgang auslöst. Die nächstliegende Annahme, welche auch wenigstens für den inducirten Strom lange Zeit ausschliessliche Geltung hatte, scheint offenbar die zu sein, dass Erregung gleichmässig an jedem Punkte der durchflossenen Strecke stattfindet, so dass bei Längsdurchströmung alle Querschnitte des Muskels gleichzeitig und sofern die Erregbarkeit überall gleich ist, auch gleich stark in Contraction gerathen. Die blosse Betrachtung eines durch Schliessung oder Oeffnung eines Stromes gereizten quergestreiften Muskels giebt hierüber keinen sicheren Aufschluss, da man stets und zwar auch in solchen Fällen eine scheinbar gleichzeitige Verkürzung des ganzen Muskels beobachtet, wo es sich sicher um ein wellenförmiges Fortschreiten der Contraction handelt, wie beispielsweise bei partieller Reizung eines parallelfaserigen Muskels. Man muss daher zur Entscheidung der vorliegenden Frage entweder feinere, zeitmessende Methoden, wie bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit, zu Hülfe nehmen oder Versuche an Muskeln anstellen, bei welchen, wie an glatten Faserzellen, der Contractions- und Leitungsvorgang überhaupt träger verläuft. Beides führt in der That zum Ziele.

Wenn bei totaler Längsdurchströmung eines parallelfaserigen, quergestreiften Muskels, wie etwa des Sartorius, die Erregung (bezw. Contraction) von dem einen oder anderen Pole aus sich wellenförmig fortpflanzt, so müsste es offenbar möglich sein, durch Auflegen von zwei Fühlhebeln, welche an verschiedenen Stellen des Muskels durch die unter ihnen weglaufende Contractionswelle zu verschiedenen Zeiten nach einander gehoben werden, zwei Verdickungscurven zu erhalten, welche, wenn die Zeichenspitzen genau vertical über einander liegen, leicht erkennen lassen müssen, ob beide Fühlhebel gleichzeitig stiegen oder nicht; letzterenfalls liesse sich noch aus der Richtung der Verschiebung erkennen, von woher die Welle kam. Nach diesem Princip hat es Aeby versucht (20), die vorliegende Frage experi-

mentell zu entscheiden. Er legte im Verlauf des horizontal gelagerten curarisirten Muskels zwei Hebel auf in einem gegenseitigen Abstand von 17 mm, welche die bei der Thätigkeit eintretende Verdickung des Muskels auf einer rasch rotirenden Trommel verzeichneten und fand, dass beide Hebel vom Muskel gleichzeitig gehoben wurden, wenn derselbe durch Schliessung oder Oeffnung eines ihn durchfliessenden Kettenstromes erregt wurde. Dies hätte, so scheint es, unmöglich der Fall sein können, wenn die Erregung wirklich nur von dem einen Muskelende ausgegangen wäre. Das Ergebniss dieser Versuche steht also in directem Widerspruch mit der oben geäusserten Vermuthung einer polaren Erregung des Muskels.

In anderer Weise als Aeby versuchte v. Bezold (10) die schwebende Frage zu lösen. Er bediente sich der gewöhnlichen myographischen Methoden, wobei die Längenänderung eines Muskels oder Muskelstückes verzeichnet wird und benutzte das Latenzstadium der Schliessungs- und Oeffnungszuckung als Kriterium. Der curarisirte M. sartorius wurde mit seinem oberen Theile in einer für seine Gestalt passenden Korkrinne derart befestigt, dass zwei Kupferdrähte den Muskel senkrecht auf seine Längsrichtung kreuzten und einen bestimmten Theil der Länge desselben, beiläufig 4 mm, zwischen sich fassend, an zwei Stellen dieser Rinne festklemmten. Diese beiden Drahtenden bildeten zu gleicher Zeit die Befestigung des Muskels am Kork und stellten die Elektroden des Stromes dar. Der zwischen diesen beiden Drähten befindliche Theil des Muskels war also die vom Strom durchflossene Strecke des Muskels. Trat der Strom durch die dem schreibenden Muskelende nähere untere Elektrode in den Muskel ein, war also, wie v. Bezold sagt, der Strom im Muskel aufsteigend, so zeigte die erhaltene Curve, dass zwischen dem Momente der Schliessung und dem Beginn der Zuckung eine längere Zeit verfliesst, als wenn der Strom durch die untere Elektrode austrat (absteigend war). Ersterenfalls hatte nach seiner Auffassung die an der oberen (negativen) Elektrode entstandene Erregungswelle erst die beiderseits fixirte intrapolare Strecke zu durchlaufen, ehe sie unter der unteren (positiven) Elektrode hindurch auf das bewegliche Muskelstück übertreten konnte; im anderen Falle ging die Erregung von der unteren (jetzt negativen) Elektrode selbst aus und konnte unmittelbar auf das bewegliche Muskelstück übergehen. Die Differenz der beiden Zeiten, welche vom Moment der Stromschliessung bis zum Beginn der Zuckung vergingen, entsprach der Zeit, welche die Erregung brauchte, um die intrapolare Strecke von 4 mm Länge zu durchlaufen. In analoger Weise führte v. Bezold den Beweis, dass bei der Oeffnung die Erregung von der positiven Elektrode ausgehe. Aeby hat Bezold's Versuchen die Beweiskraft abgesprochen, doch lässt sich, wie Hering (1, p. 248) bemerkt, nicht denken, wie anders die von Bezold gefundenen und in immer gleichem Sinne auftretenden Zeitdifferenzen bedingt sein sollten, als durch die verschiedene Richtung der Durchströmung. Die auffallenden Schwankungen in der Grösse der in Rede stehenden Zeitdifferenz, welche zwischen 0,005 und 0,025 (im Mittel 0,012) Sek. betrug, erklärt Hering vielleicht aus dem Umstande, dass das Leitungsvermögen des Muskels an der geklemmten Stelle je nach der Stärke des hier stattfindenden Druckes in verschiedenem Grade gestört war. Muss man also zugeben, dass wirklich die Zeit vom Momente der Schliessung oder Oeffnung bis zum Beginn

der Zuckung eine längere war, wenn der obere Draht bei der Schliessung die Kathode, bei der Oeffnung die Anode bildete, so kann sich nur noch fragen, inwiefern die verschiedene Richtung des Stromes zu dieser Verschiedenheit Anlass geben kann. Diese Frage aber wird auf die einfachste Weise durch die Bezold'sche Hypothese beantwortet. Als nächste und einfachste Consequenz dieser Versuche würde sich daher die Folgerung ergeben:

„Dass der (quergestreifte) Muskel bei der Schliessung eines constanten Stromes durch ihn zunächst erregt werde in der Gegend der negativen Elektrode und nicht in der Gegend der positiven Elektrode, während bei der Oeffnung der im Muskel fliessenden Ströme die unmittelbare Erregung am positiven Pole und nicht am negativen stattfindet."

Diese Versuchsergebnisse v. Bezold's und die daraus abgeleiteten Schlussfolgerungen erhalten eine wesentliche Stütze durch die bereits

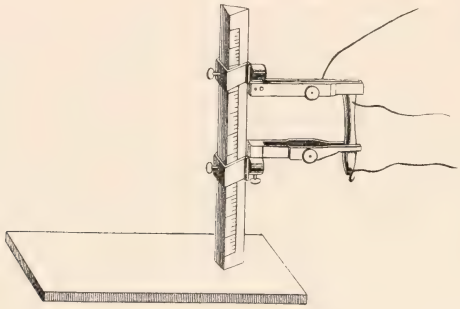


Fig. 85.

länger bekannte Thatsache, dass die Contractionserscheinungen bei Reizung mit dem Kettenstrome unter Umständen (bei gesunkenem Leitungsvermögen) auf die Gegend der Austrittsstelle (Kathode) des Stromes beschränkt bleiben und dass dies ausnahmslos für die Schliessungsdauercontraction bei Anwendung nicht allzu starker Ströme gilt. In ersterer Beziehung hat v. Bezold auf eine ältere Beobachtung von Schiff (21) hingewiesen, welcher fand, dass, wenn ein absterbender Muskel bereits aufgehört hat, eine Schliessungszuckung zu geben, an dem negativen Pole eines constanten Stromes noch „eine schwach ausgesprochene, sehr beschränkte und der durch mechanische Reize hervorgerufenen sehr an Deutlichkeit nachstehende idiomuskuläre Contraction auftritt, die so lange gleichmässig anhält wie der Strom, um sich dann wieder zu lösen". Es ist nicht schwer, zu zeigen, dass diese „idiomuskuläre" kathodische Dauercontraction mit der oben beschriebenen Schliessungsdauercontraction vollkommen identisch ist, sofern man zur Reizung nicht sehr starke Ströme verwendet. Schon Engelmann (5) lieferte den directen, experimentellen Beweis,

dass auch am völlig frischen Muskel die der Schliessungszuckung folgende Dauercontraction auf die Gegend der Kathode beschränkt bleibt. Die Anordnung seines Versuches ist aus der nebenstehenden Abbildung ersichtlich (Fig. 85). Engelmann durchströmte den ganzen Sartorius und machte den oberen Abschnitt durch eine Klemme unbeweglich, welche sich 7 mm oder auch mehr unterhalb der oberen Drahtelektrode befand, während die untere Elektrode ein in den Muskel eingeführtes Drahthäkchen war. Der unterhalb der Klemme befindliche Muskelabschnitt war also allein beweglich und verzeichnete seine Contraction auf einer langsam bewegten Fläche. War nun der Strom im Muskel absteigend, so blieb der Stift nach Ablauf der Schliessungszuckung während der Dauer der Schliessung über der Abscisse, war dagegen der Strom aufsteigend, so kehrte er nach dieser Zuckung ganz zur Abscisse zurück. Mittels derselben Versuchsanordnung gelingt es übrigens auch leicht, die Bezold'schen Ergebnisse zu bestätigen. Engelmann fand in zwei Versuchen, dass die Schliessungszuckung bei aufsteigendem Strom 0,006 und 0,009 Sek. später begann, als bei absteigendem, welche Differenz also darauf zu beziehen ist, dass bei aufsteigendem Strom die am oberen Muskelende ausgelöste Contraction sich erst durch eine 7 mm lange Muskelstrecke fortpflanzen musste, ehe sie auf den unteren beweglichen Muskelabschnitt wirken konnte. Sehr schön lässt sich die Thatsache der localen Beschränkung der Schliessungsdauercontraction, sowie auch der Oeffnungsdauercontraction mittels der folgenden, der Engelmann'schen nachgebildeten Versuchsanordnung zeigen. Der curarisirte M. sartorius wird im Hering'schen Doppelmyographen mit unpolarisirbaren Elektroden eingespannt, welche letztere in diesem Falle beide beweglich bleiben. Um die Gestaltveränderungen der beiden Muskelhälften unabhängig von einander beobachten zu können, wird die Mitte des Muskels durch eine geeignete Klemme fixirt. Dieselbe besteht aus zwei nur 5 mm langen, von einer Säule getragenen Halbrinnen, welche mit einer Schichte öligen Modellirthones ausgekleidet sind (Fig. 71). Dieser schmiegt sich der Form des Muskels innig an und hält ihn auch ohne erhebliche Pressung durch blosse Reibung genügend fest, um eine directe Uebertragung der Gestaltveränderungen einer Muskelhälfte auf die andere zu verhindern, ohne zugleich die Fortleitung des Erregungsvorganges zu hemmen. Die unpolarisirbaren Elektroden ermöglichen es, die Durchströmung des Muskels beliebig lange fortzusetzen, ohne befürchten zu müssen, dass während des Versuches die Intensität des Stromes in merklich störendem Grade abnimmt, was insbesondere das Studium der Oeffnungsdauercontraction wesentlich erleichtert. Man überzeugt sich zunächst, dass je nach der Richtung des den Muskel durchfliessenden Stromes abwechselnd bald die eine und bald die andere Hälfte in den Zustand dauernder Verkürzung geräth (Fig. 88), und dass bei Verstärkung des Stromes die Dauercontraction erheblich wächst (Fig. 78), ohne das ein Uebergreifen derselben auf die andere (anodische) Muskelhälfte erfolgt. Beobachtet man den nicht zu stark gespannten Muskel mit blossem Auge oder mit der Lupe, so erkennt man schon bei Anwendung ganz schwacher, nur eben wirksamer Ströme nach Ablauf der Schliessungszuckung deutlich die locale Wulstung der Faserenden auf Seite der Kathode, wie dies auch schon Engelmann beschrieben hat. Es macht fast den Eindruck, als strömte gewissermaassen plötzlich die contractile

Substanz im Augenblick der Schliessung aus der Umgebung der Kathode nach dieser hin, um sich da anzuhäufen. An stark abgekühlten Muskeln, deren Leitungsvermögen durch die Kälte gelitten hat, kann man, wie Hermann gezeigt hat, ohne Weiteres erkennen, wie der Muskel sich bei der Schliessung nach der Kathode, bei der Oeffnung nach der Anode verzieht. Stets betrifft die Wulstung nur die äussersten Faserenden, unmittelbar vor dem Uebergang in die Sehne. Selbst noch bei ziemlich starker Spannung des Muskels sieht man hier eine schmale, wulstige Verdickung entstehen, welche während der ganzen Dauer einer auch länger anhaltenden Durchströmung unverändert bestehen bleibt. Bei Verstärkung des Reizstromes nimmt auch die Schliessungsdauercontraction an Stärke und Ausdehnung erheblich zu, ohne jedoch selbst bei hoher Stromintensität den Charakter der localen Beschränktheit zu verlieren. Es kommt niemals vor, dass von der Kathode aus sämmtliche Querschnitte des Muskels bis zur Mitte desselben während der Durchströmung im Zustand dauernder Verkürzung verharren. Man muss sich bei Beurtheilung der räumlichen Ausdehnung einer Contractionserscheinung am Muskel bei directer Betrachtung sehr hüten, die wirkliche Verkürzung mit der nur passiv bewirkten Verziehung der angrenzenden Theile zu verwechseln Ein sehr einfaches Hülfsmittel der Beobachtung besteht darin, an der Oberfläche des Muskels feste Merkzeichen anzubringen, deren gegenseitige Lageänderung bei der Verkürzung die räumliche Ausdehnung derselben zu beurtheilen gestattet. Am geeignetsten fand ich es, den Muskel seiner ganzen Länge nach senkrecht zur Faserrichtung mit Tusche quer zu bändern, so dass der Abstand zwischen je zwei mit einer feinen Borste auf der trockenen Aussenfläche des Sartorius gezogenen Querlinien etwa $^1/_2$ mm beträgt. Jede noch so beschränkte Contraction verräth sich dann sofort durch eine mehr oder minder erhebliche Verschmälerung eines oder mehrerer Querbänder bezw. der sie trennenden ungefärbten Zwischenräume. Innerhalb der nur passiv betheiligten Muskelstrecken erscheinen dagegen die farbigen Querbänder zwar mannigfach verzogen, ohne jedoch schmäler zu werden. An besonders stark gedehnten Stellen verbreitern sie sich sogar oft erheblich, wie später noch gezeigt werden wird (22).

Bei graphischer Verzeichnung sieht man in Uebereinstimmung mit der directen Betrachtung die Schliessungsdauercontraction stets nur an der der kathodischen Hälfte des Muskels entsprechenden Curve hervortreten, wenn nicht allzu starke Ströme benutzt werden (Fig. 77 und 78), dagegen macht sich die Schliessungszuckung beiderseits in ziemlich gleicher Weise geltend. Nur bei den schwächsten eben wirksamen Strömen erscheint dieselbe auf Seite der Kathode merklich höher als auf Seite der Anode und kann hier bisweilen sogar nur als kleiner Höcker angedeutet sein. Dieser Grössenunterschied, der bei Anwendung der schwächsten Ströme sehr deutlich ausgesprochen ist, erhält sich zuweilen ziemlich lange, verschwindet aber in der Regel, wenn anders die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen des Muskels nicht gelitten haben, bei einer noch immer als gering zu bezeichnenden Stromesintensität, um völliger Gleichheit der Zuckungen beider Muskelhälften Platz zu machen. Die Vermuthung, dass die mechanischen Bedingungen der Verkürzung der einen Hälfte ungünstigere seien als die der anderen, lässt sich leicht

durch besondere Controlversuche als unzutreffend erweisen, so dass das geschilderte Verhalten des Sartorius gegen die schwächsten, eben wirksamen Schliessungsreize nicht minder geeignet ist, die Bezold'sche Ansicht über den Ort der directen Reizung durch den Strom zu bestätigen, wie bei Anwendung stärkerer Ströme die Thatsache der Localisirung der Schliessungsdauercontraction. Aus den erwähnten Versuchen geht übrigens auch hervor, dass die Erregungs- respective Contractionswelle auf ihrem Wege durch die intrapolare Strecke erlöschen kann, wenn der auslösende Reiz sehr schwach ist, und dass sie sich auch bei etwas stärkeren Reizen in abnehmendem Grade (mit Decrement) auf die Anoden- (bei Oeffnungserregung dagegen Kathoden-) Hälfte fortpflanzt. Dies lässt sich auch sehr deutlich im Verlaufe einer grösseren Serie von Zuckungen erkennen, welche durch wiederholte Schliessung bei gleichbleibender Stärke und Richtung des Stromes gewonnen wurden. Man sieht dann die Höhe der Zuckungscurven rascher abnehmen als die Grösse der Dauercontraction, die auch nach dem völligen Ausbleiben der Schliessungszuckung auf der Kathodenseite bei jeder neuen Schliessung hervortritt; andererseits macht sich aber auch im Verlauf der fortschreitenden „Ermüdung" sehr deutlich die ungleichmässige Abnahme der Höhe der Schliessungszuckung auf Seite der Kathode und Anode geltend; während beide Curven Anfangs fast gleich hoch sind, erscheint später die Zuckung der Anodenhälfte kaum halb so hoch als die der Kathodenhälfte und bleibt schliesslich ganz aus, wenn die letztere noch immer deutlich zuckt (Fig. 77). Wächst die Stromstärke über eine gewisse Grenze hinaus, so findet regelmässig ein scheinbares Uebergreifen der zuerst immer nur an dem Kathodenende auftretenden Schliessungsdauercontraction über die fixirte Muskelmitte hinaus statt; es macht sich diese Erscheinung meist schon bei Strömen geltend, welche noch nicht einmal genügen, um nach der gewöhnlichen Schliessungszeit wirksame Oeffnungserregung auszulösen. Dabei ist besonders bemerkenswerth, dass nicht, wie man vielleicht von vornherein erwarten könnte, der Grad der Dauerverkürzung auf Seite der Kathode stets und unter allen Umständen ein höherer bleibt, als auf Seite der Anode, sondern das Verhältniss kehrt sich bei Strömen von einer gewissen Stärke in der Regel um. Hinsichtlich der Schliessungszuckung hat schon Aeby (20) auf ein analoges Verhältniss aufmerksam gemacht, indem er fand, dass das Verhältniss der Zuckungsgrösse beider Muskelhälften bei Anwendung starker Ströme und unter dem Einflusse fortschreitender Ermüdung sich umkehrt, indem die Zuckungen der Anodenhälfte, welche Anfangs gleich oder gar kleiner als die der Kathodenhälfte waren, allmählich diese letzteren an Grösse übertreffen; ja es kann dann sogar der Fall eintreten, dass gerade umgekehrt wie bei Strömen von mittlerer Intensität die Kathodenhälfte nur mehr eine schwache Dauercontraction zeigt, während die Anodenhälfte noch deutlich bei jeder neuen Schliessung zuckt.

Bei allen derartigen Versuchen ist die Assymetrie des Sartorius sehr störend, da, wie später noch genauer zu erörtern sein wird, von vornherein eine Ungleichheit der Reizerfolge an beiden Muskelhälften bei wechselnder Stromesrichtung bedingt wird. Damit steht es auch in Zusammenhang, dass die vorhin erwähnte Ausbreitung der Schliessungsdauercontraction über beide Muskelhälften sich bei auf-

steigender (d. i. vom Knieende nach dem Beckenende gerichteter) Durchströmung stets früher und in einem viel höheren Grade bemerkbar macht, als bei absteigender. Es ist dieser Umstand auch insofern noch besonders bemerkenswerth, als in Folge der zunehmenden Dichte am schmal zulaufenden unteren Muskelende und der dadurch bedingten stärkeren Schliessungserregung bei absteigender Durchströmung eher ein gegentheiliges Verhalten hätte erwartet werden können, wenn bei Steigerung der Stromstärke die Grösse der Schliessungszuckung und der Grad der Ausbreitung der Schliessungsdauercontraction wirklich in erster Linie von der Stärke der Erregung an der Kathode abhinge. Wir werden aber später sehen, dass in Wirklichkeit die unter den genannten Umständen auftretende Dauerverkürzung der anodischen Muskelhälfte eine Erscheinung sui generis darstellt und mit der normalen kathodischen Schliessungsdauercontraction an den Faserenden in gar keinem ursächlichen Zusammenhang steht. In Bezug auf die Localisation der Oeffnungserregung erübrigt noch die Bemerkung, dass sie in ganz derselben Weise wie die Schliessungserregung an der Kathode zunächst nur an der Anode merklich wird, indem Anfangs nur die entsprechende Muskelhälfte zuckt und erst wenn die Erregung an der Anode eine gewisse Grösse erreicht hat, pflanzt sich die Contractionswelle durch den ganzen Muskel, wenngleich mit einem merklichen, sich in der verschiedenen Zuckungshöhe beider Hälften ausprägenden Decrement fort. In gleicher Weise erscheint auch die Oeffnungsdauercontraction auf die nächste Umgebung der Eintrittsstelle des Stromes beschränkt.

Sieht man ab von der eben erwähnten, nur unter gewissen Umständen zu beobachtenden Schliessungsdauercontraction auf Seite der Anode, so ist nicht zu verkennen, dass die vorstehend erörterten Thatsachen sämmtlich sehr zu Gunsten der von Bezold vertretenen Annahme einer polaren Erregung des Muskels durch den Strom sprechen. Dem ungeachtet kann aber die Localisation der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction an sich noch nicht als ein strenger Beweis hierfür gelten. Denn wenn auch die Schliessungsdauercontraction nur auf die Umgebung der Austrittsstelle des Stromes beschränkt erscheint, so kann man doch die Annahme machen, und sie wurde thatsächlich gemacht (Brücke 23), dass der Strom auf der ganzen Strecke erregend wirkt, wenn man weiter annimmt, dass diese directe Erregung in der Gegend der Anode wegen einer von derselben etwa ausgehenden Depression der Erregbarkeit sehr bald wirkungslos wird. Dagegen spricht freilich wieder die ausserordentlich beschränkte Ausdehnung der kathodischen Schliessungsdauercontraction, die sich schon bei blosser Inspection stets leicht constatiren lässt. Immerhin erscheint es wünschenswerth, noch weitere Beweise beizubringen und insbesondere die Thatsache über jeden Zweifel sicherzustellen, dass bei jeder Schliessungszuckung eine Contractionswelle von der Kathode, bei jeder Oeffnungszuckung dagegen eine solche von der Anode abläuft. Auch hierzu bietet die zuletzt besprochene Versuchsanordnung an einem in der Mitte geklemmten Muskel erwünschte Gelegenheit.

Ehe jedoch hierauf näher eingegangen wird, erscheint es erforderlich, die für alle folgenden Erörterungen wichtige Frage zu besprechen, was man bei elektrischer Reizung eines Muskels unter Kathode und Anode zu verstehen hat. Bei der Mehr-

zahl der älteren Versuchen, wo der Strom durch metallische, dem Muskel direct anliegende Drähte zugeführt wurde, kann natürlich über die Bedeutung des Ausdruckes Anode und Kathode kein Zweifel bestehen. So ist auch bei den Bezold'schen Versuchen der Ausdruck „die Schliessungserregung geht von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode aus" kaum misszuverstehen. Anders verhält sich dies aber schon, wenn man den Strom zwar auch durch metallische Leiter, aber unter Vermittelung der Knochen und Sehnen dem Muskel zuführt. Dann erhält der obige Ausdruck eine wesentlich andere Bedeutung. Denn es ist klar, dass die Erregung diesfalls nicht von den Stellen ausgehen kann, wo die metallischen Elektroden den thierischen Theilen anliegen, also den Knochen beziehungsweise Sehnen, sondern hier bilden offenbar die sehnigen Enden der Muskelfasern selbst die für ihn wesentlichen Elektroden, und wenn bei solcher Anordnung von Elektroden gesprochen wird, so kann darunter nur verstanden werden, dass der Strom an den Stellen eine besondere Wirkung entfaltet, wo er in die Muskelfasern ein- oder aus denselben austritt. Wie leicht so Missverständnisse entstehen können, ergiebt sich besonders klar aus der Betrachtung gewisser von Aeby (20) und Brücke (23) angestellten Versuche, welche die Bezold'schen Anschauungen widerlegen sollten. Der Erstere durchströmte die beiden noch durch das Becken vereinten Schenkel eines Frosches der Art, dass er die als Elektroden dienenden Drähte mit den unteren Enden der beiden Schenkel verband. Da jederseits ein Stück des Oberschenkelknochens subcutan herausgeschnitten worden war, so verkürzten sich bei Schliessung des Stromes die Muskeln beider Oberschenkel, aber am absteigend durchströmten stärker als am aufsteigend durchströmten. Indem Aeby dies daraus erklärte, dass der erstere dem negativen, als dem seiner Meinung nach stärker wirkenden Pole näher lag, verwechselte er, wie schon Engelmann hervorhob, die wesentlichen oder natürlichen Elektroden der Muskeln mit den für sie unwesentlichen künstlichen Elektroden des Gesammtpräparates. Denn offenbar lag im aufsteigend durchströmten Oberschenkel die eigentliche Anode am Knie, die Kathode am Becken, während für den anderen das Gegentheil der Fall war. Brücke benützte ein analoges Präparat, nur entfernte er die ganze Haut und ausser den Diaphysen der Oberschenkelknochen auch noch die Streckmuskeln. Fasste er die beiden Waden mit Pincetten, die mit einer Kette von 6—10 kleinen Daniell'schen Elementen verbunden waren, so contrahirten sich beiderseits die Muskeln der Oberschenkel und der Wade. „Hier hatten," sagt Brücke, „von der Kathode keine Contractionswellen auf die Beuger der Oberschenkel ablaufen können. Man muss deshalb zugeben, dass sie sich unabhängig von jeder Kathodenwirkung contrahirten und lediglich, weil der Strom durch sie hindurchging; oder man müsste sich dann vorstellen, dass für die Oberschenkelmuskeln der Kathodenseite das Kniegelenk, für die Anodenseite der Rest des Beckens als Kathode wirkt." Diese Auffassung ist aber, wie Hering bemerkt, eben die, welche Engelmann längst ausdrücklich vertreten hatte, denn für ihn ist Anode der Ort, wo der Strom in die Muskelfaser eintritt, Kathode der Ort, wo er dieselbe wieder verlässt. Hering (1. p. 241) drückt dies noch genauer so aus: die für den Muskel wesentliche physiologische Anode ist die Gesammtheit der Stellen, wo der Strom in die contractile

Substanz eintritt, die physiologische Kathode die Gesammtheit der Stellen, wo er aus jener austritt.

Dieser Satz führt zu einer Ueberlegung, welche am besten mit Hering's (1) eigenen Worten wiedergegeben wird. „Denken wir uns den ganzen, den Muskel längs durchziehenden Strom in einzelne Stromfäden zerlegt, so werden diese zwar in einem parallelfaserigen Muskel im Allgemeinen der Richtung und den Grenzen der einzelnen Muskelfasern parallel sein, und die Gesammtheit der anodischen Stellen wird im Allgemeinen an einem, die der kathodischen am andern Muskelende liegen, im Besonderen aber wird es hiervon zahlreiche Ausnahmen geben. Zunächst ist, ganz abgesehen von etwaigen sehnigen Inscriptionen, des Falles zu gedenken, in welchem einzelne Muskelfasern an verschiedenen Stellen im Verlaufe des Muskels endigen, wenn auch die Hauptmasse derselben nachweisbar annähernd so lang ist wie der Muskel selbst. Sobald es aber solche Muskelfasern giebt, sind auch die Ein- oder Austrittsstellen des Stromes nicht mehr ausschliesslich an den Muskelenden zu suchen, und ausser den hier gelegenen Hauptangriffspunkten der polaren Stromwirkung sind noch andere Angriffspunkte im Muskel zerstreut.

Ferner ist ein absoluter Parallelismus zwischen dem Verlaufe der Stromfäden und dem der Muskelfasern überhaupt nicht anzunehmen insbesondere dann nicht, wenn der Muskel nicht gespannt, oder wenn er an irgend einer Stelle gedrückt, oder wenn seine Oberfläche nicht ganz von Resten anhängender fester oder flüssiger Leiter gesäubert ist.

In Muskeln, welche schlaff auf einer Platte liegen, verlaufen bekanntlich die Fasern oft keineswegs geradlinig, sondern wellenförmig, besonders nach einer vorausgegangenen Zuckung des Muskels, weil die Fasern wegen der Reibung auf der Unterlage sich nicht wieder strecken konnten. An den Rändern jeder einzelnen Muskelfaser findet dann ein den Muskel längsdurchfliessender Strom zahllose Ein- und Austrittsstellen, und es ist ganz falsch, hier die physiologische Anode und Kathode ausschliesslich an den Muskelenden zu suchen. Klemmt man den Muskel an irgend einer Stelle seines Verlaufes ein, so sind starke Einbiegungen eines Theiles der Muskelfasern unvermeidlich, besonders dann, wenn der Muskel dabei zwischen zwei Branchen mit convexer Oberfläche zusammengedrückt wird. Das Gleiche ist der Fall, wenn man Hebel oder Pelotten auf den Muskel setzt, die ihn an den berührten Stellen eindrücken. In allen diesen Fällen muss nothwendig ein Theil der Stromfäden in zahlreichen Muskelfasern an den gedrückten Stellen aus der contractilen Substanz aus- und wieder in dieselbe eintreten."

Diese Erörterungen zeigen nun auch, weshalb die negativen Resultate der oben erwähnten Versuche von Aeby, bei welchen durch aufgelegte Fühlhebel die Fortpflanzung einer Contractionswelle bei totaler Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels nachgewiesen werden sollte, den positiven Ergebnissen v. Bezold's gegenüber nicht als beweisend gelten können. Bei den Versuchen Aeby's fand eine sehr beträchtliche Einbiegung der Fasern an den beiden Stellen statt, wo die Hebel auf den Muskel aufgesetzt waren. Aeby sagt selbst, dass „der Hebel in die Oberfläche des Muskels etwas hineingepresst war". So konnte daher der Strom an der Einbiegungsstelle der Fasern sehr wohl aus der contractilen Substanz an verschiedenen Stellen aus- und eintreten und daher direct erregend wirken.

Bei dieser Sachlage waren neue Versuche über die Polwirkung des elektrischen Stromes durchaus erforderlich. Der schon früher erwähnte Engelmann'sche Klemmversuch am Sartorius des Frosches, wobei zwar die Erregung ungehindert die fixirte Stelle zu passiren vermag, die Möglichkeit einer directen Uebertragung der Contraction der einen Muskelhälfte auf die andere jedoch unmöglich gemacht ist, giebt ein einfaches Mittel an die Hand, den Verlauf der Contractionswelle graphisch zu verzeichnen und so der Messung zugänglich zu machen; denn geht die Erregung bei Schliessung eines Stromes von der Kathode aus, so muss nothwendig an einem der Art fixirten, seiner ganzen Länge nach durchströmten Muskel die der Kathode entsprechende Hälfte früher zucken, als die der Anode entsprechende. Die letztere wird sich erst dann verkürzen, wenn die von der Kathode ausgehende Contractionswelle die geklemmte Strecke passirt hat. Die Grösse der Zeitunterschiedes im Beginn der Contraction beider Hälften entspricht dann offenbar der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungs- resp. Contractionswelle vom Kathodenende bis zu dem ersten, jenseits der Klemme gelegenen Querschnitt.

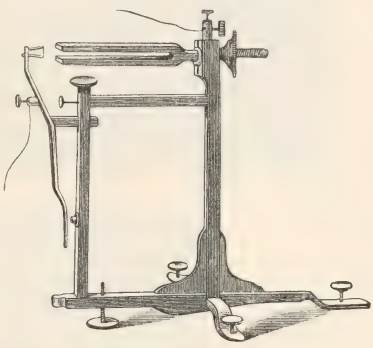


Fig. 86. Registrirende Stimmgabel zur Unterbrechung (resp. Schliessung) eines Stromes eingerichtet. (Nach Hering.)

Die Versuchsanordnung war folgende: Als Chronoskop diente eine mit einer Schreibfeder versehene Stimmgabel, welche 353 Schwingungen in der Sekunde machte. Diese wurde nebst dem Doppelmyograph mit unpolarisirbaren beweglichen Elektroden vor einem vertical stehenden Cylinder, der mittels einer Kurbel gedreht wurde und auf dessen berusster Fläche die Zuckungen beider Muskelhälften verzeichnet werden sollten, der Art angebracht, dass die Spitze der Stimmgabelschreibfeder mit den zwei in entgegengesetzter Richtung (nach oben und unten) sich bewegenden Muskelschreibstiften in einer Verticallinie lag; es ist auf diese Weise ermöglicht, unabhängig von der Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders, den Zeitunterschied im Beginn der beiden Zuckungen, sowie auch das Stadium der latenten Reizung zu messen, wenn man den Versuch so einrichtet, dass genau im Momente der Schliessung oder Oeffnung des Reizstromes die Stimmgabel zu schwingen beginnt, was sich leicht durch Herausziehen eines zwischen die Branchen geschobenen leitenden Keiles bewerkstelligen lässt (Fig. 86).

Man erhält so bei Schliessung eines Kettenstromes von hinreichender Intensität zwei Zuckungscurven, die eine nach oben, die andere nach unten gezeichnet, die nun jedesmal der Art gegeneinander verschoben sind, dass die der Kathodenhälfte des Muskels entsprechende merklich früher von der Abscisse sich erhebt als die andere (Fig. 87 *a* und *b*).

Errichtet man auf jeder der beiden Abscissen in dem Punkte, wo sich die betreffende Curve abhebt, je eine Senkrechte, so ergiebt die Zahl der zwischen den beiden Senkrechten eingeschlossenen Stimmgabelschwingungen unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contractionswelle, gemessen von dem Orte ihres Entstehens an der Kathode bis zu dem ersten jenseits der fixirten Stelle gelegenen Muskelquerschnitt. Die Länge dieser Strecke beträgt je nach der Grösse des Frosches 20—27 mm; darauf entfallen 4—6 Stimmgabelschwingungen, und es berechnet sich somit die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Schliessungserregung in der Sekunde zu 1—2 m.

Genau dasselbe Verfahren, wie es eben geschildert wurde, kann auch dazu dienen, den zeitlichen Verlauf der Oeffnungserregung

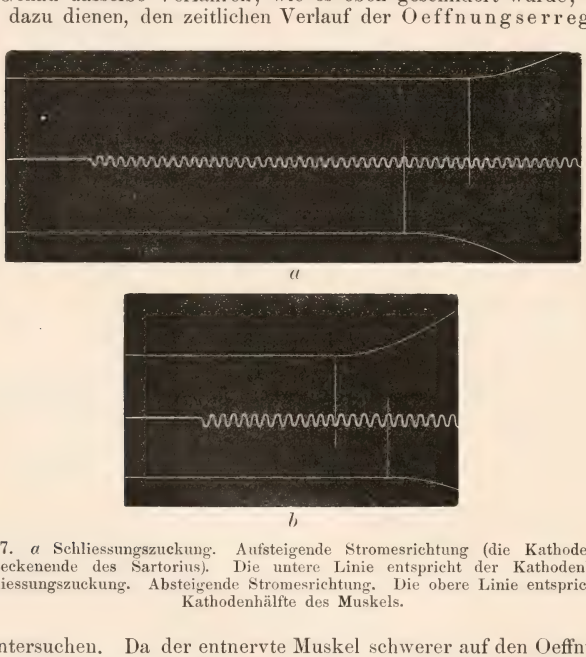


Fig. 87. *a* Schliessungszuckung. Aufsteigende Stromesrichtung (die Kathode liegt am Beckenende des Sartorius). Die untere Linie entspricht der Kathodenhälfte; *b* Schliessungszuckung. Absteigende Stromesrichtung. Die obere Linie entspricht der Kathodenhälfte des Muskels.

zu untersuchen. Da der entnervte Muskel schwerer auf den Oeffnungsreiz reagirt, so muss dann die Stromstärke beträchtlich höher gewählt werden; ausserdem kommt es, wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, sehr auf die Dauer der Durchströmung an; ausnahmslos beginnt bei der Oeffnungserregung die Anodenhälfte des Muskels früher zu zucken, als die Kathodenhälfte, und es erscheinen die beiden Zuckungscurven in diesem Sinne gegeneinander verschoben (24).

Kettenströme von sehr kurzer Dauer (Stromstösse), sowie einzelne Inductionsschläge wirken im Allgemeinen nur bei ihrem Entstehen, nicht aber beim Verschwinden erregend. Schon Chauveau beobachtete an den Muskeln lebender Warmblüter, dass schwache Inductionsströme und Flaschenentladungsströme vorzugsweise in der

Kathodengegend erregen, und Engelmann betonte mit Nachdruck die völlige Uebereinstimmung in der Wirkungsweise sehr kurz dauernder Kettenströme und einzelner Inductionsschläge, indem er zeigte, dass ein durch ein längeres Stück des Kaninchenureter geschickter Inductionsschlag zumeist bloss an der Stelle eine Contractionswelle auslöst, wo sich die Kathode befindet, und dass nur bei sehr hoher Erregbarkeit und Strömen von bedeutender Intensität bisweilen scheinbar gleichzeitig an beiden Polen die Contraction beginnt. Ein analoges Verhalten des quergestreiften Muskels bei gleicher Reizung lässt sich ohne Schwierigkeit erweisen. Bedient man sich als Versuchsobject wieder des curarisirten Sartorius vom Frosch und reizt man mit einem einzelnen Oeffnungsinductionsschlag, so erhebt sich an dem im Doppelmyographen eingespannten, in der Mitte geklemmten Muskel die der Kathodenhälfte entsprechende Zuckungscurve nach einem sehr kurzen Stadium der latenten Reizung stets früher von der Abscisse, als die der Anodenhälfte entsprechende (24).

Bei hoher Intensität der Inductionsströme scheint jedoch auch der anodische Oeffnungsreiz wirksam werden zu können, was nach Engelmann's Erfahrungen am Ureter nicht überraschen kann. Regeczy (25) befestigte den Sartorius ähnlich wie Engelmann der Art, dass die Mitte desselben durch eine Elfenbeinzange schwach aber sicher fixirt war, während das obere Ende durch eine andere Zange unbeweglich befestigt wurde; das untere Ende stand mit dem Zeichenhebel des Myographen in Verbindung. Die untere Elektrode war in der den Muskel in der Mitte befestigenden Zange, die obere dagegen an dem oberen Muskelende befestigt (vergl. Fig. 85). Die Richtung des Inductionsstromes (übergeschobene Rollen) konnte durch einen Stromwender verändert werden. Es ergab sich kein Unterschied in der Grösse des Latenzstadiums bei Anwendung des aufsteigenden oder absteigenden Stromes, wie es nach Bezold's, Engelmann's und meinen eigenen Versuchen mit Kettenströmen hätte erwartet werden dürfen. Während daher bei schwachen Inductionsströmen die Erregung nur an der Kathode entsteht, ist die Möglichkeit einer bipolaren Reizung bei starken inducirten Strömen durch die erwähnten Versuche nahe gelegt. Selbstverständlich würde die Erregung an der Kathode als Schliessungs-, die an der Anode als Oeffnungsreizung aufzufassen sein.

Es wurde schon oben erwähnt, dass rein theoretisch betrachtet die Stromesrichtung bei reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels ohne jede Bedeutung für den Erfolg der Reizung sein würde, dass aber gerade der Sartorius in dieser Beziehung ein sehr abweichendes Verhalten darbietet, welches, wie sich leicht zeigen lässt, im Wesentlichen in seinem assymetrischen Bau und der dadurch bedingten Verschiedenheit der Stromdichte an beiden Enden begründet ist. Bei sorgfältiger Abstufung der Stromesintensität mit dem Rheochord bemerkt man in allen Fällen, dass an dem seiner ganzen Länge nach durchströmten Sartorius regelmässig zuerst die Schliessung des absteigenden Stromes zuckungerregend wirkt; erst bei weiterer Steigerung der Stromesintensität beginnt auch die Schliessung des aufsteigenden Stromes zu wirken; ein mehr oder weniger deutlicher Unterschied zu Gunsten der absteigenden Stromesrichtung bleibt in vielen Fällen auch weiterhin noch bemerk-

bar. In der Regel aber verwischt sich die Anfangs äusserst auffallende Differenz immer mehr und mehr, um endlich bei stärkeren Strömen unmerklich zu werden. Umgekehrt wie die Schliessungserregung verhält sich die Oeffnungserregung, deren Entstehen durch die aufsteigende Stromesrichtung begünstigt wird. Die Stelle der grössten Stromdichte befindet sich bei Längsdurchströmung des Sartorius am unteren Ende des Muskels und fällt daher bei absteigender Stromesrichtung mit der Austrittsstelle, bei aufsteigendem Strome mit der Eintrittsstelle desselben in die Muskelsubstanz zusammen. Da im ersteren Falle die Schliessungszuckung, im andern die Oeffnungszuckung früher eintritt, so gestattet schon diese Thatsache allein, allerdings nur für Ströme von nicht zu grosser Intensität, den Wahrscheinlichkeitsschluss, dass die Schliessungserregung von der Kathode, die Oeffnungserregung von der Anode ausgeht (24).

Auch in Bezug auf die Grösse des Stadiums der latenten Reizung macht sich die verschiedene Stromdichte an den beiden Enden des längsdurchströmten Sartorius in sehr auffälliger Weise geltend. Dies gilt ebensowohl für die Schliessungs- wie für die Oeffnungserregung, und zwar ist das Latenzstadium immer dann kleiner, wenn die Erregung an dem unteren (Knie-)Ende des Muskels entsteht, vorausgesetzt, dass die Stromstärke in beiden Fällen gleich ist (Fig. 87 *a* und *b*). Zu demselben Resultate gelangte in der Folge auch Tigerstedt (2, p. 185 ff.).

Bei der fundamentalen Wichtigkeit des polaren Erregungsgesetzes erscheint es wünschenswerth, dasselbe in möglichst umfassender und eindringlicher Weise durch experimentelle Thatsachen zu stützen. Obschon nun die bisher mitgetheilten Erfahrungen wohl als genügende Beweise angesehen werden können, so darf doch das Verhalten partiell verletzter Muskeln bei elektrischer Durchströmung ganz besonderes Interesse beanspruchen, da es nicht nur einen unmittelbar anschaulichen Beweis für die polare Erregung im Sinne v. Bezold's liefert, sondern auch für die Theorie der Wirkungsweise des Stromes von grosser Bedeutung ist.

Präparirt man mit möglichster Sorgfalt den M. sartorius eines stark mit Curare vergifteten Frosches und spannt denselben im Hering'schen Doppelmyographen ein, so bleibt nach Abquetschen des einen oder andern Muskelendes mit der Pincette die vorher bei beiden Stromesrichtungen in annähernd gleicher Stärke eintretende Schliessungserregung entweder ganz aus oder erscheint doch bedeutend geschwächt, wenn der Reizstrom den Muskel in der Richtung vom unverletzten zum verletzten Ende durchfliesst, während der Erfolg der Schliessungsreizung nach Wendung des Stromes, wobei die Kathode an das unversehrte Muskelende zu liegen kommt, unverändert bleibt. Oeffnungserregung lässt sich auch nach lange andauernder Durchströmung nur äusserst selten erzielen, wenn die Anode an der verletzten Seite liegt (26) (Fig. 88). In einer noch viel schlagenderen Weise als bei mechanischer Verletzung macht sich der Einfluss partieller Abtödtung durch Wärme geltend, indem nach Anlegung eines „thermischen Querschnittes" die Erregbarkeit des Muskels für Ströme

mittlerer Intensität jedesmal ganz oder nahezu aufgehoben erscheint, wenn die wirksame Elektrode an dem wärmestarren Ende sich befindet. Da sowohl durch mechanische Verletzung wie durch thermische Abtödtung eine Wulstung des Muskelendes, sowie andere Störungen des regelmässigen Faserverlaufes bedingt werden, so erscheint es wünschenswerth, eine Methode der Abtödtung anzuwenden, bei welcher dieser Uebelstand sich möglichst wenig geltend macht. Als solche empfiehlt sich nach dem Vorgange Kühne's das locale Gefrierenlassen, wobei die Form des Muskelendes kaum merklich geändert wird. Bedient man sich dabei noch ausserdem des Vortheiles, den das Versenken des Muskels in eine indifferente, von parallelen Stromfäden durchzogene Flüssigkeit gewährt, so lassen sich nach dem

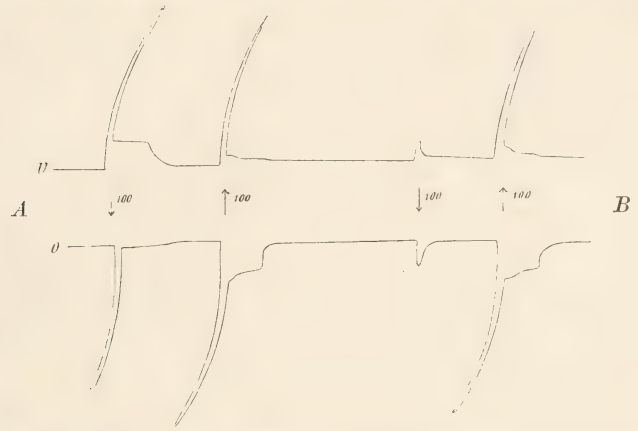


Fig. 88. Zuckungscurve des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen eingespannten Sartorius (*U* entspricht der unteren, *O* der oberen Muskelhälfte). Einfluss der Verletzung (Abtödtung) des einen (unteren) Muskelendes. Das Zuckungspaar *A* vor, *B* nach der Verletzung gezeichnet.

Vorgange Engelmann's (27) und Bernstein's (16) die betreffenden Versuche noch wesentlich exacter gestalten, da hierbei der Einfluss der assymetrischen Gestalt des Muskels ausgeschaltet ist.

Durch die oben erwähnten zeitmessenden Versuche ist der Nachweis geliefert, dass inducirte Ströme auf den quergestreiften Muskel ganz ebenso einwirken, wie Kettenströme von sehr kurzer Dauer, und dass demnach der Erregungsvorgang in der Regel nur an Stelle der Kathode ausgelöst wird. Wenn man die weitere Thatsache berücksichtigt, dass der Oeffnungsschlag stärker erregend wirkt als der Schliessungsschlag, so ist es leicht, die Reihenfolge der Erscheinungen zu begreifen, welche man beobachtet, wenn ein durch Curare entnervter Sartorius mit allmählich an Stärke zunehmenden Schliessungs- und Oeffnungsschlägen gereizt wird, so dass diese den Muskel der ganzen Länge nach durchsetzen.

Es wurde oben gezeigt, dass der durch die Gestalt des Muskels bedingte Unterschied der Dichte des Stromes an der Ein- und Aus-

trittsstelle den ungleichen Erfolg der Erregung durch den absteigenden und aufsteigenden Kettenstrom bedingt; dies gilt nun auch ebenso für inducirte Ströme, so dass die polare Wirkung derselben auch hierdurch festgestellt erscheint. Fast noch beweisender zeigen dies Versuche an einseitig verletzten Muskeln. Sowohl Oeffnungs- wie Schliessungsinductionsströme, deren Intensität ausreichend ist, um den unversehrten Sartorius maximal zu erregen, falls die Kathode an dem tibialen Ende sich befindet, wirken nach mechanischer, thermischer oder chemischer Zerstörung des letzteren erst dann wieder erregend, wenn die Stromesintensität durch weitere Annäherung der Rollen bedeutend verstärkt wird (26). Wird die Verletzung eines parallelfaserigen Muskels nicht allein auf das eine Ende beschränkt, sondern werden beide in gleicher Weise abgetödtet, so bleibt die Erregung sowohl bei aufsteigender wie absteigender Stromrichtung aus, so dass also eine von zwei künstlichen Querschnitten begrenzte Muskelfaser, welche in ihrer ganzen Ausdehnung von parallelen Stromfäden gleicher Dichtigkeit durchflossen wird, stets unerregt bleibt, ob nun die Stromfäden der Länge nach oder rechtwinkelig zur Faseraxe hindurchgehen. Unter gewissen Umständen, wenn irgend zur Entstehung von wirksamen Längscomponenten Anlass gegeben ist, kann letzterenfalls sogar eher Erregung eintreten als bei reiner Längsdurchströmung. Mittels der früher beschriebenen Vorrichtung zur queren Durchströmung des Muskels lassen sich diese Thatsachen leicht feststellen und bieten nun auch sofort eine Erklärung dafür, dass mehrfach die Ansicht ausgesprochen wurde, die Quererregbarkeit des Muskels sei geringer als die Längserregbarkeit. Dies gilt vor Allem bezüglich der schon früher erwähnten Versuche Giuffrè's, bei welchen Muskelstücke verwendet wurden, die beiderseits von einem künstlichen Querschnitt begrenzt waren.

Für die Deutung des eigenthümlichen Einflusses, welchen örtliche Verletzung (Abtödtung) der Faserenden auf die Erregbarkeit des Muskels bei Längsdurchströmung ausübt, erscheint die Thatsache von besonderer Bedeutung, dass zur Erreichung des genannten Zweckes das völlige Abgestorbensein der Faserenden gar nicht erforderlich ist, sondern gewisse chemische Veränderungen der Muskelsubstanz bereits genügen, um die so auffallenden Erscheinungen bei elektrischer Erregung herbeizuführen. Bekanntlich sind die meisten Kalisalze als heftige Muskelgifte zu bezeichnen, indem sie in grösserer Menge in den Kreislauf gebracht oder auch local applicirt die Erregbarkeit des quergestreiften Stammesmuskels und des Herzens wesentlich herabsetzen, bezw. aufheben; kaum minder schädlich erweisen sich für die Muskelsubstanz auch die verschiedensten Säuren selbst schon in hohen Verdünnungsgraden. Es lässt sich nun leicht zeigen, dass locale Behandlung des einen oder anderen Sartoriusendes mit derartigen, die Erregbarkeit am Orte der Einwirkung schädigenden Substanzen ein ganz analoges Verhalten des Muskels dem Strome gegenüber erzeugt, wie örtliche Abtödtung. Die Versuche wurden ganz ebenso angestellt wie die früher beschriebenen. Die zu untersuchenden chemischen Substanzen wurden in wechselndem Grade verdünnt angewendet, indem etwa das dünnere Knieende des Sartorius durch Auflegen eines kleinen, mit der zu prüfenden Flüssigkeit getränkten

Baumwollbausches, oder durch Eintauchen des vertical hängenden Muskels benetzt wird. Am auffallendsten sind die Wirkungen bei Anwendung stark verdünnter (1—2%) Lösungen von saurem Kaliumphosphat oder einer daran reichen Lösung von Fleischextract; ausnahmslos findet man nach 5—10 Minuten dauernder Einwirkung auf das tibiale Muskelende die Erregbarkeit für Schliessung des absteigenden und Oeffnung des aufsteigenden Stromes mehr oder weniger geschwächt, so dass die Contractionserscheinungen ausbleiben oder doch nur in geringerem Grade eintreten, wenn die wirksame Elektrode an dem chemisch veränderten Muskelende sich befindet (26). Es muss bemerkt werden, dass es sich auch hier, wie in den oben erwähnten Versuchen, nicht um eine völlige Aufhebung, sondern nur um eine durch locale „Ermüdung" bedingte Verminderung der Erregbarkeit für die eine Stromesrichtung handelt, so dass starke absteigende Ströme einen in der geschilderten Weise behandelten Sartorius allerdings wirksam zu erregen vermögen, obschon nicht die kleinste wahrnehmbare Bewegung desselben Muskels den Moment verräth, in welchem ein schwächerer absteigender Strom einbricht, wenngleich die Intensität desselben völlig ausreicht, um bei aufsteigender Richtung maximale Schliessungserregungen auszulösen. Lässt sich schon aus diesem Resultate der Schluss ziehen, dass es in allen erwähnten Fällen nicht sowohl von dem wirklichen Abgestorbensein der contractilen Substanz an irgend einer beschränkten Stelle, sondern vielmehr von einer durch den Eingriff bedingten chemischen Veränderung derselben abhängt, ob und in welchem Grade der Schliessungs- oder Oeffnungsreiz an der betreffenden Stelle wirksam wird, so geht dies doch noch überzeugender aus dem Umstande hervor, dass nach örtlicher Einwirkung verdünnter Kalisalzlösungen die normale Erregbarkeit für beide Stromesrichtungen durch Auslaugen mit 0,6% NaCl-Lösung schon nach kurzer Zeit (10—15 Minuten) vollständig wieder hergestellt werden kann. Es braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, dass dies bei Anwendung von Substanzen, welche tiefergreifende chemische und physikalische Veränderungen der contractilen Substanz bewirken, wie z. B. Sublimat, starke Säuren, Alkohol etc., ebensowenig möglich ist, wie nach mechanischer oder thermischer Abtödtung (26).

In einem interessanten Gegensatze zu den Kalisalzen stehen hinsichtlich ihrer physiologischen Wirkung auf quergestreifte Muskeln die entsprechenden, chemisch so nahe stehenden Na-Salze. Es wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben, dass insbesondere durch Na_2CO_3, wenn es in verdünnter Lösung angewendet wird, die Erregbarkeit gewisser contractiler Substanzen (Saamenfäden, Flimmerzellen) sehr erheblich gesteigert wird, und als von der Möglichkeit rhythmischer Erregung quergestreifter Muskeln durch den dauernd geschlossenen Kettenstrom die Rede war, wurde erwähnt, in wie hohem Grade diese Wirkungen begünstigt werden, wenn vor der elektrischen Reizung die Erregbarkeit des kathodischen Muskelendes durch Behandlung mit Na_2CO_3 gesteigert wird. Taucht man das Beckenende eines curarisirten unverletzten Sortorius in eine 0,5—1% Lösung des

genannten Salzes, so zeigt sich schon nach kurzer Zeit die Erregbarkeit des Muskels für Schliessung schwacher, aufsteigender Ströme ganz ausserordentlich gesteigert, während der absteigende Strom noch in völlig normaler Weise erregend wirkt, jedoch Oeffnungserregungen bereits bei einer so geringen Stromstärke und nach so kurzer Schliessungsdauer auslöst, wie es an einem normalen Muskel niemals beobachtet wird (26). (Fig. 89.) Bisweilen tritt unter diesen Umständen bei Anwendung schwacher absteigender Ströme die Oeffnungszuckung sehr bedeutend verspätet ein, so dass das an sich ziemlich lange Latenzstadium der Oeffnungserregung hier ohne alle weiteren Hülfsmittel direct zu beobachten ist. Wir werden später einer analogen Erscheinung auch bei indirecter Muskelreizung wieder begegnen. Die Bedeutung, welche die eben erörterten Thatsachen für die Theorie der Stromeswirkung und insbesondere für das Gesetz der polaren Erregung besitzen, ist unmittelbar klar und bedarf kaum noch einer eingehenden Besprechung. Sie liefern zunächst ein Mittel, den Satz, dass die elektrische Erregung des Muskels eine polare Wirkung des Stromes ist, ebenso schlagend zu beweisen, wie es durch zeitmessende Versuche früher geschehen ist; denn würden wirklich alle Querschnitte der intrapolaren Strecke gleichzeitig erregt, so könnte niemals eine so ausserordentliche Verschiedenheit in der erregenden Wirkung beider Stromesrichtungen vorhanden sein, wie es der Fall ist, wenn ein einseitig verletzter oder chemisch veränderter Sartorius seiner ganzen Länge nach durchströmt wird. Es zeigte sich, dass die Erregung nur dann unverändert bleibt, wenn die wirksame Elektrode an dem unversehrten Muskelende sich befindet; sie kann anderenfalls im positiven oder negativen Sinne verändert werden, wenn die Erregbarkeit local gesteigert oder herabgesetzt wird. Man kann, wenn die Richtigkeit des Satzes zugegeben wird, dass die elektrische Erregung eines Muskels eine polare Wirkung des Stromes ist, nicht bezweifeln, dass die Grösse sowohl der Schliessungserregung wie

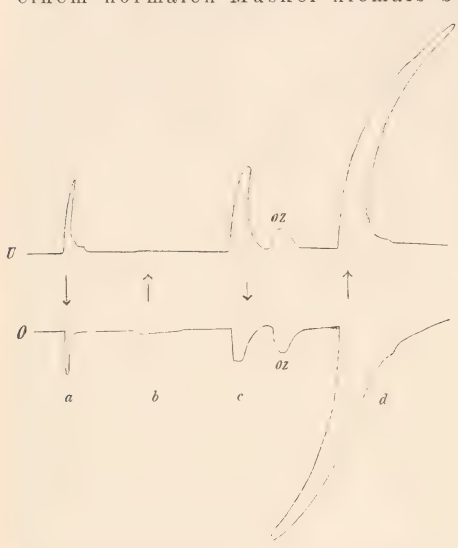


Fig. 89. Zuckungscurven des in der Mitte fixirten, im Doppelmyographen befindlichen Sartorius; *a*, *b* normal, *c*, *d* nach einseitiger Behandlung mit Na_2Cl_3 (am oberen Muskelende). Enorme Verstärkung der aufsteigenden Schliessungszuckung; Oeffnungszuckung bei schwachem absteigenden Strom.

auch der Oeffnungserregung ab- oder zunehmen muss, wenn die Erregbarkeit der contractilen Substanz an der Aus- bezw. Eintrittsstelle ab oder zunimmt. Ob die Erregbarkeit in allen übrigen Querschnitten des Muskels dabei unverändert geblieben oder im positiven oder negativen Sinne verändert ist, ist zwar *für die Fortleitung* des Erregungsprocesses von dem Orte seiner Entstehung aus von wesentlicher Bedeutung, beeinflusst jedoch nicht im Geringsten die Intensität des an der Kathode oder Anode ausgelösten Erregungsvorganges. Man kann sich einen an beiden Enden gleich dicken parallelfaserigen Muskel vorstellen, dessen sämmtliche Querschnitte normal und hochgradig erregbar sind mit alleiniger Ausnahme der Faserenden auf der einen Seite, an welcher Stelle die Erregbarkeit der contractilen Substanz durch irgend ein Mittel vermindert worden wäre; wir sind dann theoretisch zu der Erwartung berechtigt, dass bei Längsdurchströmung eines solchen Muskels der Erfolg des Schliessungs- wie auch des Oeffnungsreizes sich in hohem Grade von der *Stromesrichtung* abhängig zeigen würde, da ein und derselbe Reiz im einen Falle auf normal erregbare, im anderen auf „ermüdete" Substanz einwirken würde. Je hochgradiger die örtliche Herabsetzung der Erregbarkeit an dem einen Muskelende ist, desto deutlicher wird natürlich auch die Differenz in der erregenden Wirkung der beiden Stromesrichtungen hervortreten müssen. Es dürfte aber auch die *Ausdehnung der „localen Ermüdung"* nicht ohne Einfluss auf den Reizeffect sein, wie aus der folgenden Betrachtung hervorgeht. Wenn man sich die eine Muskelhälfte in gleich grosse Zonen getheilt denkt und annimmt, dass nur die Erregbarkeit der Endzone herabgesetzt, die der übrigen aber normal geblieben ist, so wird es offenbar gelingen, einen Reiz zu finden, dessen Stärke eben ausreichend ist, um in der ersteren einen Erregungsvorgang auszulösen, der sich durch Leitung von hier aus noch fortzupflanzen vermag und auf diese Weise zu einer merklichen Gestaltveränderung entweder des ganzen Muskels oder doch zum mindesten der betreffenden Muskelhälfte führt. Derselbe Minimalreiz wird aber dann unvermögend sein, diesen Effect hervorzubringen, wenn auch die Erregbarkeit der unmittelbar an den Endquerschnitt grenzenden Zonen in demselben Maasse herabgesetzt ist. Denn es wird dann die in derselben Stärke, wie vorhin, ausgelöste Erregung schon innerhalb einer ganz kurzen Strecke erlöschen oder doch nur zur Entstehung einer schwachen Dauercontraction Veranlassung geben.

Ein Muskel, wie er bei den vorstehenden Betrachtungen vorausgesetzt wurde, lässt sich nun in der That künstlich darstellen. Es gelingt in schonendster Weise durch Behandlung des einen oder anderen Sartoriusendes mit schwachen Lösungen gewisser Salze (insbesondere des sauren Kaliumphosphates und Fleischsaftes, dessen Wirkung höchstwahrscheinlich dem Gehalte an dem genannten Salze zuzuschreiben ist), welche die Structur des eingetauchten Muskelabschnittes nicht wesentlich alteriren, die Erregbarkeit partiell herabzusetzen, und man hat dann Gelegenheit, sich von der Uebereinstimmung der beobachteten Thatsachen mit den theoretischen Folgerungen zu überzeugen.

In noch viel vollkommener Weise lässt sich aber *durch den elektrischen Strom selbst* und zwar durch oft wiederholte Schliessung bei unveränderter Stromesrichtung ein Zustand des Muskels herbeiführen, in welchem derselbe bloss bei einer und zwar der entgegengesetzten Stromesrichtung auf den Schliessungsreiz

reagirt, ohne dass äusserlich wahrnehmbare Veränderungen vorhanden sind. Es ist kaum zu bezweifeln, dass auch dieser Zustand durch eine auf die Austrittsstelle des Stromes aus der contractilen Substanz beschränkte locale Ermüdung erklärt werden muss, indem zur Zeit kein Grund vorhanden ist, Erregbarkeitsänderungen der intrapolaren Muskelstrecke, weder im positiven, noch im negativen Sinne anzunehmen, während es andererseits zweifellos sichersteht, dass an der („physiologischen") Kathode der Vorgang der Erregung nicht nur im Augenblicke der Schliessung erfolgt, sondern continuirlich, wenn auch in abnehmender Stärke, andauert, solange der Strom geschlossen bleibt; es muss daher als feststehend betrachtet werden, dass zum mindesten jene Muskelstrecke, über welche sich die Schliessungsdauercontraction erstreckte, in höherem Grade ermüdet sein wird, als der Rest des Muskels, an dem man während einer länger andauernden, nicht allzu starken Durchströmung keinerlei Erregungserscheinungen wahrzunehmen vermag.

Der Unterschied zwischen localer und allgemeiner Ermüdung eines Muskels tritt besonders deutlich hervor, wenn man das Verhalten eines durch Tetanus ermüdeten Muskels mit dem eines durch den Kettenstrom polarisirten vergleicht, indem man gleich starke Reize (am besten einzelne Inductionsschläge), von deren Wirksamkeit am normalen Muskel man sich vorher überzeugt hat, auf verschiedene Stellen einwirken lässt, und den Unterschied der Zuckungsgrösse vor und nach der Ermüdung bestimmt; man findet im ersteren Falle die Erregbarkeit des ganzen Muskels sehr vermindert, für schwächere (vorher jedoch wirksame) Reize sogar ganz aufgehoben, während ein polarisirter Muskel auf Reize, die in der Continuität desselben einwirken, ebenso gut reagirt, wie vor der Durchströmung, obgleich die Schliessung des dem „polarisirenden" gleich gerichteten Stromes keine Spur einer Contraction bewirkt, falls derselbe wieder dieselben Austrittsstellen hat wie zuvor. Daraus geht hervor, dass die Ursache des Ausbleibens der Erregung in diesem Falle nur in Veränderungen gesucht werden kann, die eben an den Austrittsstellen des Stromes aus der Muskelsubstanz, beziehungsweise in der nächsten Umgebung derselben, localisirt sind. Dasselbe beweist ferner auch der Reizerfolg bei Schliessung eines dem polarisirenden entgegengesetzt gerichteten Stromes, wobei die Erregung an jener Stelle ausgelöst wird, wo sich vorher die Anode befand. Die dann zu beobachtende Schliessungszuckung des polarisirten Muskels ist sogar beträchtlich grösser als vor der Durchströmung (Volta'sche Alternative). Ist dies richtig, so muss auch der Erfolg einer Reizung durch den Inductionsstrom verschieden ausfallen, wenn man ihn das eine Mal durch die ganze Länge eines normalen Muskels, das andere Mal aber nach Polarisirung desselben hindurchgehen lässt, wobei dafür zu sorgen ist, dass im einen wie im anderen Falle die Aus- beziehungsweise Eintrittsstellen des Stromes nicht gändert werden. Denn da durch zeitmessende Versuche festgestellt ist, dass schwächere Inductionsschläge ausschliesslich an der Kathode den Erregungsvorgang auslösen, so kann man sich mit Vortheil derselben bedienen, um die Erregbarkeit des Kathodenendes eines polarisirten Muskels zu untersuchen, indem man sie durch die ganze Länge desselben hindurchschickt.

Es stellte sich auch bei diesen Versuchen eine vollständige Uebereinstimmung in dem Verhalten eines Sartorius, dessen eines Ende durch

die Einwirkung gewisser chemischer Substanzen in einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit versetzt wurde und eines solchen heraus, der durch andauernde Durchströmung in unveränderter Richtung polarisirt worden war; um nicht bereits Gesagtes zu wiederholen, verweise ich auf das, was bereits oben hierüber mitgetheilt wurde.

Wenn man endlich noch berücksichtigt, dass auch die Reihenfolge der Ermüdungserscheinungen nach Einwirkung eines constanten Stromes genau dieselbe ist, wie nach einseitiger Verletzung, Erwärmung oder chemischer Abtödtung eines Muskels, indem vor dem gänzlichen Wegfall der Schliessungszuckung in beiden Fällen eine verschiedengradige Abnahme der Zuckungsgrösse beobachtet wird, während die Schliessungsdauercontraction sich am längsten erhält, so dürfte es wohl kaum mehr einem Zweifel unterliegen, dass die locale Erregbarkeitsherabsetzung, welche in dem einen Falle durch die an der Austrittsstelle des Stromes erfolgende Dauererregung, im anderen aber durch eine in verschiedener Weise zu bewerkstelligende chemische Veränderung der Muskelsubstanz bedingt wird, die einzige Ursache dafür ist, dass der Muskel gar nicht oder nur in geringerem Grade erregt wird, wenn der Strom an dem derartig veränderten Muskelende aus- oder eintritt, während andernfalls sowohl Schliessungs- wie auch Oeffnungserregung in normaler Weise erfolgt.

Als interessanten Beweis für die Richtigkeit des vorstehenden Satzes sei schliesslich noch folgende Thatsache angeführt: es kommt bei Präparation des Sartorius bisweilen, wenn auch selten, vor, dass sich die Fasern an ganz umschriebenen Stellen bleibend contrahiren, so dass ein „idiomuskulärer" Wulst entsteht, der bald in der Mitte, bald an dem einen oder anderen Ende des Muskels auftritt; besonders häufig ist das erstere der Fall; es muss dahingestellt bleiben, ob dies mit der von Kühne seiner Zeit behaupteten grösseren Erregbarkeit des Sartorius an der Eintrittsstelle seiner Nerven zusammenhängt. Ist nun die Wulstbildung auf das untere Sartoriusende beschränkt, so beobachtet man bei Längsdurchströmung des Muskels das interessante Verhalten, dass nur der aufsteigende Strom in normaler Weise Schliessungserregung auslöst, während der sonst stärker wirksame absteigende Strom entweder gar nicht (bei mittelstarken Strömen) erregend wirkt oder doch in viel geringerem Grade, als der aufsteigende. Durch Versuche an stark abgekühlten Muskeln ist es Hermann (28) gelungen, diese Thatsache des „polaren Versagens" am idiomuskulären Wulste noch sicherer festzustellen.

Dies ist auch dann noch der Fall, wenn bereits keine Spur localer Contraction mehr vorhanden ist; denn diese verschwindet bisweilen nach einiger Zeit von selbst, besonders aber dann, wenn man den Muskel in 0,6 % Kochsalzlösung badet.

Es muss demnach hier in ganz ähnlicher Weise wie durch die Schliessungsdauercontraction bei Einwirkung des constanten Stromes, durch die einer mechanischen Reizung (vielleicht Dehnung?) unter Umständen folgende partielle Dauererregung ein Zustand herabgesetzter Erregbarkeit an dem Orte der idiomuskulären Contraction zu Stande gekommen sein, was ja im Grunde eine nothwendige Folge des Umstandes ist, dass jede Erregung mit Stoffverbrauch einhergeht.

Es wurde bereits zu wiederholten Malen hervorgehoben, dass auch das Verhalten, welches ein Sartorius, dessen eines Ende mechanisch oder durch Wärme abgetödtet wurde, dem elektrischen Strome gegenüber darbietet, sich durch die Annahme einer auf den Ort des Eingriffes beschränkten Erregbarkeitsverminderung befriedigend erklären lasse, und es obliegt mir jetzt noch, diese Anschauung näher zu begründen.

Da es als eine wohlbegründete Thatsache angesehen werden kann, dass eine unversehrte, allseitig vom Sarkolemm umhüllte Muskelfaser jedesmal dann erregt wird, wenn ein elektrischer Strom an irgend einem Punkte ihrer Oberfläche austritt, und da ferner die Beschaffenheit des Leiters, durch welchen der Aus- oder Eintritt des Stromes erfolgt, erfahrungsgemäss gleichgültig ist, wenn man von der unvermeidlichen Polarisation metallischer Elektroden absieht, so scheint auf den ersten Blick das Verhalten eines einseitig verletzten Muskels eine Ausnahme von der allgemeinen Regel zu bilden, indem sich herausstellt, dass sowohl die Schliessungs- wie auch die Oeffnungserregung ausbleibt oder doch nur in geschwächtem Maasse eintritt, wenn der Strom aus lebender, unversehrter Muskelsubstanz in abgestorbene übertritt oder umgekehrt.

Es lässt sich leicht zeigen, dass die todte contractile Substanz als solche dem Strome gegenüber sich ganz ebenso verhält, wie irgend ein anderes als indifferenter Leiter dienendes thierisches Gewebe (Sehne, Knochen etc.); man kann die Thonspitzen unpolarisirbarer Elektroden mit abgestorbenem Muskelfleisch umhüllen und mittels derselben den Strom der unversehrten Oberfläche eines Muskels zuführen, ohne das Zustandekommen des Erregungsvorganges zu hindern oder zu erschweren.

Es müssen demnach an der Grenze zwischen abgestorbenem und lebendem Faserinhalt in der Continuität eines Muskels noch ganz besondere Verhältnisse in Betracht kommen, welche die Erregung zu hemmen im Stande sind.

Dass die Gesammterregbarkeit des Muskels durch einseitige Abtödtung nicht geschädigt wird, lehrt der einfache Versuch der Stromwendung; allein es muss bemerkt werden, dass allerdings hinreichender Grund zu der Annahme vorliegt, dass in nächster Nähe einer verletzten Stelle die Erregbarkeit mehr oder minder herabgesetzt ist. Dem scheint zwar der Versuch zu widersprechen, dass, wenn man eine Brücke aus Kochsalzthon bildet, welche die Epiphyse der tibia (oder des Beckenknochens, wenn das obere Sartoriusende verletzt wurde) mit einem jenseits der verletzten Stelle gelegenen Punkte der Muskeloberfläche in leitende Verbindung setzt, der Muskel bei Schliessung eines absteigenden (beziehungsweise eines aufsteigenden) Stromes fast ebenso stark zuckt, wie vor der Verletzung, allein es ist zu bedenken, dass aller Wahrscheinlichkeit nach der Zustand hochgradiger Erregbarkeitsherabsetzung auf die nächste Umgebung der verletzten Stelle beschränkt ist; wenigstens dürfte dies in der ersten Zeit nach dem einfachen Zerdrücken der Faserenden auf der einen Seite zutreffend sein. Dass aber überhaupt die Erregbarkeit an der Grenze abgestorbenen und lebenden Faserinhaltes vermindert sein muss, geht schon aus dem Umstande hervor, dass ja der Process des Absterbens unaufhaltsam durch die ganze Länge einer Faser hindurch fortkriecht, wenn

er einmal an irgend einer Stelle eingeleitet wurde, und dass demnach abgestorbener und lebender Faserinhalt niemals unvermittelt aneinandergrenzen, sondern dass ausgehend von jenem Querschnitte des Muskels, dessen Structur durch den gesetzten Eingriff zerstört wurde und der völlig abgestorben ist, in den darauf folgenden Querschnitten nahe zusammengedrängt alle nur möglichen Stadien des Absterbens und dem entsprechend auch der Erregbarkeit aufeinander folgen, wie dies bereits Hermann*) hervorgehoben hat.

Wenn es richtig ist, dass, wie oben schon erwähnt wurde, auch die Ausdehnung der „localen Ermüdung" von Einfluss darauf ist, ob ein elektrischer Reiz von gegebener Grösse eine Gestaltveränderung des Muskels zur Folge hat oder nicht, so kann man wohl voraussetzen, dass die langsame Abtödtung des einen oder anderen Sartoriusendes durch Eintauchen in erwärmtes Wasser die Erregbarkeit des Muskels für die eine Stromesrichtung in vollkommenerer Weise herabzusetzen vermöchte als die einfache mechanische Verletzung; denn es dürfte nicht zu bezweifeln sein, dass gerade hier durch die locale, nur langsam sich steigernde Einwirkung erhöhter Temperatur eine möglichst vollkommene Abstufung der Erregbarkeit der dem wärmestarren Abschnitte des Muskels zunächst gelegenen Querschnitte erreicht werden kann. Das Versuchergebniss bestätigt denn auch in der That, wie oben gezeigt wurde, diese Voraussetzung.

Nachdem für den quergestreiften Skeletmuskel die ausnahmslose Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes über jeden Zweifel sichergestellt erscheint, kann von vornherein kaum bezweifelt werden, dass dasselbe auch auf den Herzmuskel, sowie auf glatte Muskeln Anwendung findet. Mit Rücksicht auf die Zusammensetzung des Herzmuskels, sowie aller glattmuskeligen Theile aus zahllosen, dicht an einander grenzenden Zellindividuen, welche unter einander durch eine Kittsubstanz verbunden sind, erscheint jedoch die Frage gerechtfertigt, was man in Hinblick auf die früher gegebenen Definitionen in diesem Falle unter „physiologischer Anode oder Kathode" zu verstehen hat. Stellt man sich, um an einen einfachen Fall anzuknüpfen, ein aus parallel zu einander verlaufenden Faserzellen gebildetes Band vor, wie es annähernd ein Präparat des Muschelschliessmuskels darstellt, so würde von vornherein zu erwarten sein, dass ein derartiges Präparat bei Längsdurchströmung sich ähnlich verhielte, wie etwa ein polymerer, quergestreifter Muskel, dessen einzelne Theilstücke nicht nur im anatomischen, sondern auch im physiologischen Sinne als selbstständige Individuen zu betrachten sind. In sehr anschaulicher Weise lässt sich dies an dem Musculus rectus abdominis des Frosches zeigen. Wird derselbe frei präparirt und zwischen Kork mässig gespannt durchströmt, so zeigt sich, wie zu erwarten war, bei und während der Schliessung an der der Anode zugewendeten Seite jeder sehnigen Inscription eine namentlich im durchfallenden Lichte, bei Lupenvergrösserung sehr deutliche und scharf begrenzte Wulstung der Faserenden, entsprechend der kathodischen Schliessungsdauercontraction. Dieselbe verschwindet sofort im Momente der Oeffnung des Stromkreises, um eventuell einer anodischen Oeffnungsdauercontraction an der anderen Seite der Inscription Platz zu machen. Es ist selbstverständlich, dass auch die

*) Hermann, Weitere Unters. z. Phys. d. Nerven u. Muskeln. Berlin 1867. p. 5 f.

Schliessungs- und Oeffnungszuckung jedes Theilstückes von denselben Stellen ausgeht.

Das ganze gegliederte Muskelband wird also an so vielen Stellen in der Continuität erregt, als Theilstücke vorhanden sind, indem jedes Glied der Muskelkette seine zugehörige Kathode und Anode besitzt. Würden nun benachbarte Zellindividuen des Herzens oder irgend eines glattmuskeligen Theiles sich ähnlich verhalten, wie die Glieder eines polymeren Muskels, und spielte demnach die Zwischen- oder Kittsubstanz dieselbe Rolle, wie die sehnigen Inscriptionen, so müsste man erwarten, dass der elektrische Strom in der Continuität der Theile an so vielen Stellen bei der Schliessung (bezw. Oeffnung) erregend wirkt, als einzelne Zellen vorhanden sind. Denn offenbar würde dann jede der letzteren ihre eigene Kathode und Anode haben, so dass bei der geringen Länge der betreffenden zelligen Elemente die Erregung (Contraction) thatsächlich auf der ganzen durchflossenen Strecke an zahllosen Punkten gleichzeitig beginnen würde. Dieser theoretischen Folgerung entspricht nun aber das Verhalten derartiger, aus einkernigen Zellen aufgebauter Muskeln in keiner Weise. Durch Engelmann's classische Untersuchungen (5) wissen wir, dass der Ureter sowohl wie das Herz sich nicht nur in Bezug auf die Leitung des Erregungsvorganges, sondern auch hinsichtlich der polaren Erregung durch den elektrischen Strom „wie eine einzige, kolossale hohle Muskelfaser" verhalten. Es beweist dies aufs Neue, dass die Kittsubstanz nicht eine Trennung der Zellen im Sinne indifferenter Scheidewände bedingt, sondern sozusagen die Continuität der Substanz vermittelt. Denkt man sich daher eine Reihe mit den Enden an einander stossender Muskelzellen der Länge nach durchströmt, so verhalten sie sich dem Strom gegenüber wie eine einzige Muskelfaser, und die Kittleisten bilden ebenso wenig secundäre Kathoden und Anoden, wie etwa die Zwischenscheiben innerhalb der quergestreiften Fibrillen. Im einen wie im andern Falle besteht im physiologischen Sinne Continuität der Substanz. Dies lässt sich in sehr anschaulicher Weise sowohl am Herzmuskel wie an verschiedenen glattmuskeligen Theilen beweisen. Bedient man sich des vom Vorhof getrennten Ventrikels des Froschherzens (der „Herzspitze") als Untersuchungsobject, so befindet man sich in Folge der assymetrischen Form des Präparates in ähnlicher Lage wie beim Sartorius, indem die Stromdichte bei directem Anlegen der Elektroden an beiden Enden (Spitze und Basis) sehr ungleich ausfallen würde. Es erscheint daher zweckmässig, die Herzspitze nach dem Vorgange Engelmann's (27, p. 101) in ein mit indifferenter Flüssigkeit gefülltes Reizkästchen zu versenken, wobei dann während der Dauer der Durchströmung annähernd gleiche Stromdichte an allen Stellen des Präparates herrscht. Engelmann benutzt ein 13 cm langes, 4 cm breites und 3 cm hohes Glasgefäss, das etwa $1^1/_2$ cm hoch mit einer wässerigen Lösung von NaCl (0,5 %) und arabischen Gummi (2 %) gefüllt wird und in welches die Elektroden tauchen. Schliesst man nun einen Kettenstrom oder schickt einen einzelnen Inductionsschlag hindurch, so zeigt sich, dass, wenn die Längsaxe des Ventrikels parallel der Stromesrichtung liegt, die Schnittfläche daher senkrecht zu dieser steht, aufsteigend (d. h. von der Herzspitze nach der Basis hin) gerichtete Ströme unmittelbar und

kurze Zeit nach Anlegung des Schnittes unwirksam sind oder doch schwächer erregend wirken als absteigend gerichtete. Nach wenigen Minuten wird jedoch die Erregbarkeit für aufsteigende Ströme wieder merklich und nimmt nun rasch zu, um bei Anfrischung der Wundfläche wieder auf Null zu sinken u. s. w. Die gleiche Abhängigkeit des Reizerfolges von der Richtung des Stromes tritt auch hervor nach Verletzung der einen oder der andern Seitenfläche des Präparates, sofern dasselbe so gelagert wird, dass die Wundfläche lotrecht zur Richtung des Stromes steht.

Um einen kurzen Ausdruck einzuführen, soll nach dem Vorschlag Hermann's diejenige Richtung des Reizstromes, bei welcher derselbe nach der Wundfläche hin gerichtet ist, als „atterminal" („admortal") und die andere als „abterminal" („abmortal") bezeichnet werden. Dann lässt sich das beobachtete Verhalten kurz so ausdrücken: Unmittelbar nach der Verletzung der Herzspitze ist die Schliessung atterminaler Ströme wirkungslos, wogegen unter gleichen Verhältnissen die Schliessung abterminaler erregend wirkt. Es besteht hier offenbar eine vollkommene Analogie mit dem Verhalten des einseitig verletzten (oder sonstwie chemisch veränderten) Sartorius, und dieselben Schlussfolgerungen werden in beiden Fällen zu ziehen sein. Zunächst beweisen die Versuche schlagend, dass die Contractionen des Herzens bei elektrischer Reizung ausschliesslich von dem Orte ausgehen, wo der Strom aus dem lebenden Muskelgewebe in das angrenzende fremde Medium austritt, sei dies nun Salzlösung oder abgestorbene Muskelsubstanz. Hier liegt die physiologische Kathode der Präparate, und hier allein entsteht die Schliessungserregung. Nur unter dieser Voraussetzung ist der Einfluss örtlicher Verletzung auf die Erregbarkeit für Schliessung atterminaler Ströme bei fehlendem Einfluss auf die Erregbarkeit für abterminale Schliessung verständlich. Es gilt aber für die aus zahllosen unregelmässig durcheinander geflochtenen Zellen gebildete Herzspitze ganz dasselbe wie für den annähernd parallelfaserigen, monomeren Sartorius. Wie hier, pflanzt sich auch die Erregung bei der Schliessung von ihrem Ausgangspunkte stets auf die ganze übrige Muskelmasse durch Leitung (von Zelle zu Zelle) fort, wobei die Lage der Kathode an der Oberfläche des Präparates vollkommen gleichgültig erscheint, während dagegen die Erregbarkeit der betreffenden Stelle von wesentlichem Einfluss auf den Reizerfolg ist. Tritt der Strom an einer verletzten Stelle aus, so findet die Erregung an einer minder erregbaren Stelle statt, und es erklärt sich der Erfolg ganz ebenso, wie unter gleichen Umständen beim Sartorius. Als bemerkenswerther Unterschied bleibt nur die rasche Wiederherstellung des normalen Verhaltens bestehen. Nach Engelmann ergiebt sich die Erklärung dieses Verhaltens ungezwungen unter der Voraussetzung, dass die einzelnen Zellen, obschon im Leben mit ihren Nachbarn leitend verbunden, doch jede für sich absterben; mit anderen Worten, dass der Process des Absterbens nicht wie der der Erregung von Zelle auf Zelle übergreift. Sind die oberflächlich gelegenen Zellen ganz abgestorben, so wird die Kathode nicht mehr an der Grenze von absterbender, also weniger reizbarer Muskelsubstanz einerseits, und umgebender Flüssigkeit oder abgestorbener Zellsubstanz anderseits liegen,

sondern tiefer: an der Grenze lebender und abgestorbener Zellen, d. h. an der Demarcationsfläche. Ein analoges Verhalten würde, wie leicht zu ersehen, auch jeder polymere quergestreifte Stammesmuskel darbieten. Eine weitere Bestätigung dieser Anschauung werden wir später bei Betrachtung der elektromotorischen Wirkungen des Herzens kennen lernen.

Um am gänzlich unversehrten, in diastolischer Erschlaffung verharrenden Herzmuskel das Gesetz der polaren Erregung zu demonstriren, bietet sich noch eine andere Versuchsmethode dar, nämlich die sogenannte monopolare Reizung. Da die Erregung durch den elektrischen Strom in erster Linie von der Dichte desselben an der Ein- resp. Austrittsstelle abhängt, so ist ohne Weiteres klar, dass man durch Herabminderung derselben am einen Pole bei gleichzeitiger möglichster Steigerung am anderen sich über die Gesetze der polaren Stromwirkungen ebenfalls Aufschluss zu verschaffen vermag. Ja, es gelingt auf diesem Wege, wie Kühne (28) gezeigt hat, eine so localisirte elektrische Erregung zu bewirken, wie sonst höchstens durch mechanische Reizung. Denkt man sich an der Oberfläche eines irgendwie gestalteten Leiters zwei punktförmige, stromzuführende Elektroden angelegt, so wird bekanntlich das ganze Innere desselben von Stromfäden durchflossen, deren Dichte an den Berührungsstellen am grössten ist und von da aus sehr rasch abnimmt. Sorgt man nun durch Anwendung einer flächenhaft ausgedehnten Elektrode dafür, dass entweder an der Ein- oder Austrittsstelle des Stromes die Dichte desselben und damit auch die erregende Wirkung möglichst gering oder gänzlich unzureichend ist, so bleibt schliesslich unmittelbar an der Berührungsstelle nur die Wirkung der anderen Elektrode übrig, die man nun durch möglichste Begrenzung der Berührungsfläche so zu sagen localisiren kann. Enthäutet man beispielsweise an einem mit Curare vergifteten Frosch die ventrale Fläche eines Oberschenkels, und legt die eine (indifferente) Elektrode mit breiter Fläche an die Kehlhaut, während die andere, möglichst fein zugespitzte Pinselelektrode irgend einen Punkt der feuchten Muskeloberfläche berührt, so treten sehr charakteristische Reizerfolge hervor, welche durchaus verschieden sind, je nachdem die Berührung mit der Kathode oder Anode erfolgt. Ersterenfalls beobachtet man bei Anwendung schwacher Ströme, wie im Momente der Schliessung des Kreises die unmittelbar unter der Pinselspitze verlaufenden Faserbündel zusammenzucken, wodurch sich für einen kurzen Augenblick eine schmale Längsfurche an der ebenen glatten Muskeloberfläche bildet, während sich an der Berührungsstelle selbst ein kleiner, aber scharf begrenzter Querwulst erhebt, der nun, vorausgesetzt dass die Berührung eine stetige ist, während der ganzen Schliessungsdauer unverändert bleibt. Dass es sich hier um die kathodische Schliessungsdauercontraction handelt, kann nicht bezweifelt werden. Wird die Intensität des Reizstromes verstärkt, so nimmt sowohl die Zuckung, wie auch die Dauercontraction an Stärke zu, ohne dass jedoch die letztere auch bei dieser Reizmethode den Charakter der localen Beschränktheit verlieren würde. Dies lässt sich besonders klar erkennen, wenn man, wie oben bereits erwähnt wurde, an der Oberfläche des Muskels feste Merkzeichen anbringt, deren gegenseitige Lageänderung bei der Verkürzung die räumliche Ausdehnung derselben zu beurtheilen gestattet. So kann man den zu untersuchenden Muskel senkrecht zur Faserrichtung mit

Tusche quer bändern, so dass der Abstand zwischen je zwei mit einer feinen Borste gezogenen Querlinien etwa $^1/_2$ mm beträgt. Jede auch noch so beschränkte Contraction verräth sich dann sofort durch eine mehr oder minder erhebliche Verschmälerung eines oder mehrerer Querbänder, bezw. der sie trennenden ungefärbten Zwischenräume. Innerhalb nur passiv betheiligter Muskelstrecken erscheinen dagegen die farbigen Querbänder zwar mannigfach verzogen, ohne jedoch schmäler zu werden. Es ist nicht zu verkennen, dass bei der geschilderten monopolaren Reizmethode, wo die Stromfäden im Allgemeinen nicht durch die natürlichen Enden des Muskels ein- oder austreten, sondern die Fasern in der verschiedensten Richtung, quer und schräg durchsetzen, wodurch ihre Wirkung theilweise beeinträchtigt wird, die Versuchsbedingungen gegenüber der gewöhnlichen bipolaren Methode weniger übersichtlich und die Resultate namentlich in Hinblick auf die Möglichkeit des Wirksamwerdens secundärer, kathodischer oder anodischer Stellen in der Umgebung der Reizelektrode oft schwer zu deuten sind. Dem ungeachtet bietet das Verfahren in manchen Fällen, wo sich die bipolare Methode nicht gut anwenden lässt, gewisse Vortheile. Dies gilt in erster Linie von zahlreichen glattmuskeligen Theilen, nicht minder aber auch vom Herzmuskel, dessen complicirter und verwickelter Faserverlauf es von vornherein unmöglich macht, alle einzelnen Elemente der Länge nach zu durchströmen. Vielmehr werden die in den verschiedensten Richtungen durch einander gefilzten Zellen unter allen Umständen auch in den verschiedensten Richtungen und unter den verschiedensten Winkeln von Stromfäden getroffen. Nach dem oben Mitgetheilten ist dies aber auch für den schliesslichen Erfolg ziemlich belanglos. Versetzt man nach dem Vorgange Bernstein's den Ventrikel eines Froschherzens dadurch in dauernden diastolischen Stillstand, dass man ihn vom Vorhof durch Abquetschen trennt, so erscheint er prall mit Blut gefüllt und reagirt auf jeden mechanischen Reiz mit einer kräftigen Totalcontraction. Legt man nun wieder, wie in dem schon erwähnten Falle, die eine Elektrode eines Kettenstromes mit breiter Fläche an irgend einer indifferenten Stelle des Froschkörpers an und berührt mit der Spitze der andern die Oberfläche des Ventrikels, so zeigt sich ausnahmslos, dass bei Anwendung eben wirksamer Ströme die Schliessung des Stromkreises nur dann erregend wirkt, wenn die Berührung des Herzens mit der Kathode erfolgt, niemals aber im andern Falle bei Berührung mit der Anode; bisweilen findet man dann aber die Oeffnung (wenigstens nach längerer Schliessungsdauer) wirksam. Wenn so die Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes für den Herzmuskel nicht bezweifelt werden kann, so lässt sich dasselbe an geeigneten Objecten auch für glatte Muskeln constatiren.

Als solches erweist sich unter anderem der Schaalenschliessmuskel von Anodonta, dessen Verhalten dem Strome gegenüber bereits mehrfach Erwähnung fand, und der wegen seines im Allgemeinen sehr regelmässigen, parallelfaserigen Baues am ehesten eine Vergleichung mit dem Sartorius des Frosches gestattet. Es wurde schon oben hervorgehoben, dass ein möglichst tonusfreies Präparat des Schliessmuskels während der ganzen Dauer der Durchströmung verkürzt bleibt. Es ist nun nicht schwer, sich schon durch die blosse Inspection von der Thatsache zu überzeugen, dass weder bei der

Schliessung des Stromes, noch bei der Oeffnung (falls diese letztere von Erfolg begleitet ist) die ganze intrapolare Strecke gleichmässig dauernd contrahirt ist, sondern ersterenfalls vorwiegend die kathodische, anderenfalls die anodische Hälfte desselben. Man hat es hier zweifellos mit einer ganz analogen Erscheinung zu thun, wie bei dem quergestreiften M. sartorius des Frosches, wo die entsprechende Localisirung der Schliessungs- beziehungsweise Oeffnungsdauercontraction bereits seit lange bekannt ist und immer als wesentliche Stütze für den Satz von der polaren Erregung durch den elektrischen Strom angesehen wurde. Genaueren Aufschluss giebt noch die Anwendung der graphischen Methode bei gesonderter Verzeichnung der Contraction jeder der beiden Muskelhälften, welche sich hier in ähnlicher Weise wie beim Sartorius ermöglichen lässt, indem man die Muskelmitte fixirt. Während sich aber beim quergestreiften Muskel in der Regel im Augenblick der Schliessung, wie auch eventuell bei Oeffnung des

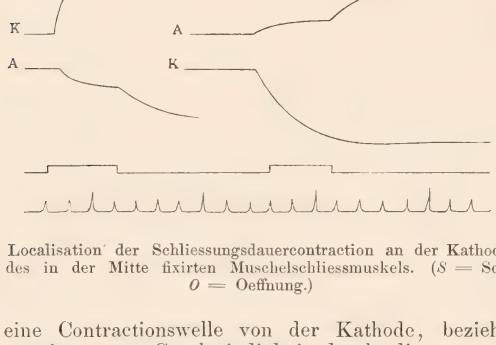


Fig. 90. Localisation der Schliessungsdauercontraction an der Kathode (K) bei Reizung des in der Mitte fixirten Muschelschliessmuskels. (S = Schliessung; O = Oeffnung.)

Stromes eine Contractionswelle von der Kathode, beziehungsweise Anode aus mit grosser Geschwindigkeit durch die ganze Länge des Muskels fortpflanzt und zur Entstehung einer zu beiden Seiten der fixirten Mitte annähernd gleich starken Schliessungs- oder Oeffnungszuckung führt, tritt beim Muschelmuskel nur eine mehr oder minder beschränkte örtliche Dauercontraction auf, welche der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction des quergestreiften Muskels entspricht, und wie diese ausbleibt, wenn der Aus- oder Eintritt des Stromes durch eine Schicht abgestorbener, contractiler Substanz erfolgt (3). Ein Blick auf die beistehenden Curven (Fig. 90) beweist dies zur Genüge. Wie beim Herzmuskel, gleicht sich auch hier der unmittelbar nach der Verletzung höchst auffallende Unterschied der Wirkungsweise beider Stromesrichtungen allmählich aus und wird schliesslich unmerklich. Die Erklärung muss wohl ebenfalls in dem isolirten Absterben der einzelnen Faserzellen gesucht werden.

Wenn die vorstehend erörterten Befunde am Schliessmuskel von Anodonta noch in fast vollkommener Uebereinstimmung mit den Er-

fahrungen über die polaren Stromeswirkungen am quergestreiften Stammesmuskel und am Herzen stehen, so gilt dies schon nicht in gleichem Maasse hinsichtlich anderer, aus glatten Spindelzellen bestehender Theile, bei deren Reizung mit Kettenströmen eine Reihe von Erscheinungen auftreten, welche in mancher Beziehung, wenigstens auf den ersten Blick, viel Abweichendes zeigen und sogar den Gedanken aufkommen lassen, es möchte das polare Erregungsgesetz nicht für alle Muskelarten strenge Geltung haben (31).

An der Innenseite des Integumentes der Holothurien verlaufen durch die ganze Länge des Körpers schöne parallelfaserige Längsmuskelzüge in Form von fünf platten Bändern, welche aus einzelnen, beiderseits zugespitzten Spindelzellen bestehen und nach Eröffnung des Thieres (bei Holothuria Poli) als weissliche oder röthlich gefärbte, durchscheinende Streifen hervortreten. Zwischen je zwei Längsmuskelbändern sieht man viel dünnere und zartere Ringmuskelzüge verlaufen, welche rechtwinkelig zu jenen eine vollständige Umhüllung des Körpers bilden und aus ähnlichen Spindelzellen bestehen wie jene. An dem der Länge nach aufgeschnittenen und gehörig ausgespannten Hautmuskelschlauch lassen sich übrigens die Längsmuskelbänder in ihrem ganzen Verlauf oder doch streckenweise leicht isoliren, indem man eine Sonde am einen Ende unter dem Muskel hindurchführt und dieselbe dann gegen die Unterlage drückend, stetig längs des Muskelstreifens vorschiebt. Man kann dann, wie beim Muschelmuskel, auch an dem ganz isolirten, frei ausgespannten Muskelbande Reizversuche anstellen. In allen Fällen erscheint die lang anhaltende tonische Contraction, in welche diese Muskeln namentlich nach mechanischen Insulten gewöhnlich verfallen, recht störend; doch nach einiger Ruhe unter Seewasser tritt stets wieder soweit Erschlaffung ein, dass Reizversuche möglich sind; ein gewisser Grad von „Tonus“ bleibt aber (und es ist dies wesentlich mit zu berücksichtigen) immer bestehen. Setzt man nun zwei fein zugespitzte Pinselelektroden gleichzeitig an zwei nicht zu nahe bei einander liegenden Punkten eines entweder noch in situ befindlichen oder frei zwischen Kork ausgespannten Längsmuskelbandes auf oder legt man die eine Elektrode an irgend eine indifferente Stelle des Präparates, während nur die andere mit dem Muskel in Berührung gebracht wird, so beobachtet man in beiden Fällen an der Aus- bezw. Eintrittsstelle des Stromes überaus charakteristische Gestaltveränderungen des Muskels, welche an den beiden Polen durchaus verschieden sind (29).

An der Kathode entsteht sofort bei Schliessung des Kreises, genau unter der berührenden Pinselspitze und von dieser aus senkrecht zur Faserrichtung sich erstreckend, ein schmaler Querwulst, welcher unter Umständen (bei nicht zu schwachen Strömen) die ganze Breite des Muskelbandes durchsetzt und sich ziemlich scharf von der Umgebung abhebt. Dieser „idiomusculäre“ kathodische Wulst bleibt während der Schliessungsdauer bestehen und pflanzt sich, was besonders hervorzuheben ist, niemals vom Orte seiner Entstehung aus fort. Die Gesammtverkürzung des Muskelbandes, welche durch diese örtliche Zusammenziehung bewirkt wird, ist immer sehr unerheblich, indem im Wesentlichen nur die der Reizelektrode zunächst gelegenen Theile des Muskels zur Bildung der localen Verdickung beitragen. Es hängt dies natürlich auch mit von der Stärke des zur Reizung benützten Stromes ab, so dass innerhalb gewisser Grenzen der katho-

dische Wulst, der ja ohne Zweifel der Schliessungsdauercontraction bei quergestreiften Muskeln entspricht, mit der Stromstärke an Grösse zunimmt und dann auch eine grössere Muskelstrecke umfasst. Bei Anwendung der schwächsten, eben wirksamen Ströme contrahiren sich örtlich nur die obersten Faserschichten, so dass der kathodische Wulst nicht die ganze Dicke des Muskels durchsetzt.

Sehr bemerkenswerth ist in allen Fällen die scharfe Begrenzung der kathodischen Dauercontraction, die sich kammförmig mit beiderseits steil abfallenden Bändern über die Muskeloberfläche erhebt.

Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich der unter gleichen Verhältnissen zu beobachtende Reizerfolg an der Eintrittsstelle des Stromes. Hier sieht man an der Stelle, wo die anodische Pinselspitze die glatte ebene Muskeloberfläche berührt, bei Schliessung des Stromes eine mehr oder weniger tiefe Rinne oder Furche entstehen, welche quer über den Muskel verläuft und in Bezug auf Länge und Breite etwa dem Querwulste entspricht, welcher unter gleichen Umständen an der Kathode entsteht oder (bei monopolarer Reizung) entstanden sein würde. Man sieht sehr deutlich, wie im Augenblick der Schliessung die Muskelmasse von der anodischen Stelle verdrängt wird und so zu sagen abfliesst, während sich zu beiden Seiten der vertieften Rinne je ein Wulst erhebt, von ähnlichem Aussehen, wie die kathodische Dauercontraction. Die Gestaltveränderung des Muskels, welche sich daraus ergiebt, lässt sich demgemäss charakterisiren als eine unter der Elektrode entstehende vertiefte Rinne, die beiderseits von einem Querwulste begrenzt wird.

Unter gewissen, noch näher zu bezeichnenden Umständen gewinnt es den Anschein, als seien die beiden Wülste lediglich durch die von der Anode weggedrängte Muskelsubstanz gebildet. Macht man aber den Versuch an frischen, gut erregbaren Präparaten, so findet man ausnahmslos, dass beiderseits von der Anode eine sehr deutliche und über verhältnissmässig weite Strecken ausgedehnte Contraction des Muskels eintritt, die in unmittelbarer Nähe der vertieften Rinne am stärksten ausgeprägt, nach beiden Seiten hin allmählich an Stärke abnimmt. Es verlängert sich mit anderen Worten bei Schliessung des Stromes der Muskel unmittelbar an der Anode, indem er daselbst erschlafft, während in Folge der in der Umgebung sich geltend machenden Erregung ein Hindrängen der Muskelsubstanz nach der erschlafften Stelle erfolgt. Für den Gesammtmuskel ergiebt sich daraus eine oft sehr beträchtliche und jedenfalls immer viel bedeutendere Verkürzung, als bei kathodischer Reizung.

Da die flachen Längsmuskelbänder der Holothurien eine ziemliche Breite besitzen, so machen sich, wenn die Pinselspitze etwa auf die Mitte des Muskels aufgesetzt wird, die geschilderten Reizerfolge nur an einem Theil der Faserzüge geltend. Viel auffallender und selbst aus grösserer Entfernung bemerkbar werden aber die Gestaltveränderungen, wenn man mit der Spitze des Pinsels senkrecht zur Faserrichtung leicht über den Muskel hinstreift.

Dieselben Erscheinungen wie bei elektrischer Reizung der Längsmuskelbänder treten, wenn auch entsprechend der grösseren Zartheit minder augenfällig, an den dünnen Bündeln der Ringmuskeln hervor. Berührt man eine ganz ebene Stelle derselben mit der Kathode, so sieht man, wie sich unter der Pinselspitze sofort bei Schliessung

des Stromes ein kleiner länglicher Wulst erhebt, dessen Längsaxe senkrecht zum Faserverlauf des gereizten Muskelbündels steht. Die ganze Erscheinung ist unverkennbar nur im verkleinerten Maassstabe dieselbe wie die kathodische Dauercontraction bei Reizung eines Längsmuskelbandes.

Hier wie dort fällt die scharfe Begrenzung des Wulstes, sowie die geringe Gesammtverkürzung des Muskels auf, welche durch die locale Erregung bedingt wird. Im Gegensatze hierzu ist die Gesammtverkürzung der Ringmuskeln eine sehr beträchtliche, wenn monopolar mit der Anode gereizt wird. Um sich von der völligen Uebereinstimmung des Reizerfolges an Ring- und Längsmuskeln auch in diesem Falle zu überzeugen, bedarf es vorsichtiger Abstufung der Stromstärke und einer sehr fein zugespitzten Pinselelektrode. Berührt man nur ein einzelnes Ringfaserbündel etwa in der Mitte zwischen je zwei Längsmuskelbändern, so ist die auffallendste Erscheinung bei Schliessung des Stromes die Bildung einer parallel der Faserrichtung verlaufenden Furche, deren Entstehung sich leicht durch die starke Contraction des gereizten Faserzuges erklärt. Wendet man Lupenvergrösserung an, so kann man sich leicht überzeugen, dass die Muskelfasern unmittelbar unter der anodischen Pinselspitze an der Contraction nicht theilnehmen, sondern dass ganz wie unter gleichen Umständen an den Längsmuskeln, daselbst eine mehr oder weniger deutliche, quer zur Faserung verlaufende Rinne entsteht, zu deren beiden Seiten das Muskelbündel sich verkürzt. Bisweilen erscheinen auch die diese Furche beiderseits begrenzenden Querwülste ganz deutlich ausgeprägt. Immerhin bedarf es besonderer Aufmerksamkeit, um eine Erscheinung wahrzunehmen, welche bei Reizung der Längsmuskeln sich so zu sagen unmittelbar aufdrängt. Während hier bei anodischer Reizung in Folge der grossen Länge der Muskelbänder die Gesammtverkürzung derselben gegenüber der localen Gestaltveränderungen zurücktritt, verhält sich dies gerade umgekehrt bei den schmalen, kurzen Ringfaserzügen, bei welchen der Totaleffect mehr auffällt, als die localen Veränderungen. In besonders instructiver Weise macht sich dies an Stellen bemerkbar, wo, sei es durch Contraction umliegender Theile und dadurch bewirkte Faltung der Haut oder durch locale stärkere Erschlaffung, einzelne Partien sich blasig hervorwölben. Berührt man eine solche Stelle, wo die Ringfasern nach aussen convex gekrümmt erscheinen, mit der Anode, so bildet sich bei der Schliessung sofort parallel der Faserrichtung eine segmentale Einschnürung, welche unmittelbar an die ganz ähnliche Erscheinung erinnert, welche man unter analogen Verhältnissen am Darm, insbesondere am Dickdarm der Pflanzenfresser beobachtet. Dadurch wird aber, wie leicht ersichtlich, eine genauere Untersuchung der an der Berührungsstelle selbst entstehenden localen Veränderungen so gut wie unmöglich gemacht. Dagegen treten dieselben bei kathodischer Reizung auch in diesem Falle überaus deutlich hervor, indem bei kaum merklicher Gesammtverkürzung an der Austrittsstelle des Stromes ein kleiner, aber scharf begrenzter Querwulst sich erhebt.

Ein nicht minder bemerkenswerthes und charakteristisches Verhalten zeigen bei elektrischer Reizung mit dem Kettenstrome die glatten Muskeln des Kauapparates von Echinus esculentus, die sich ausserdem noch durch eine viel raschere Reaction vor den Holothurienmuskeln auszeichnen (29). Bekanntlich besteht das Kalkskelet der sogenannten

Laterne des Aristoteles aus 5 gleichartigen Theilen, von denen jeder wieder aus mehreren Stücken zusammengesetzt ist. Diese Theile sind unter einander theils durch Bänder, theils durch mächtig entwickelte Muskeln von zum Theil sehr regelmässigem Bau verbunden. Dies gilt in erster Linie von den 5 zwar kurzen, aber ganz parallelfaserigen Muskeln, welche an der nach innen gekehrten Basalfläche der Laterne 5 längliche, bewegliche Kalkbügel mit einander verketten, die von der centralen Schlundhöhle aus in radialer Richtung gegen die Peripherie verlaufen, wo sie sich auf den Seitenflächen der Laterne nach unten krümmen. Nebst diesen, einen vollkommen geschlossenen Ring bildenden 5 Muskeln, deren jeder bei grossen Exemplaren eine Länge von etwa 1,5 cm und eine Breite von beiläufig 4 mm erreicht, bieten auch noch die anderen grösseren Muskeln, welche sich theils an den Kiefern inseriren und die darin steckenden Zähne bewegen, theils die Zwischenräume zwischen jenen ausfüllen, sehr geeignete Versuchsobjecte. Einer eigentlichen Präparation bedarf es für die ersten orientirenden Versuche gar nicht. Es genügt, den Seeigel mit der Scheere in eine obere und untere Hälfte zu zerschneiden und hierauf an dem ovalen, die Laterne enthaltenden Theilstück noch soviel von der Schaale abzubrechen, um mit den Elektroden bequem heranzukommen. Entfernt man nach Ausziehen der Zähne mittels einer Pincette noch die die Muskeln theils umhüllenden, theils verbindenden Membranen, so ist das Präparat für den Versuch genügend vorbereitet. Taucht man dasselbe in ein Gefäss mit Seewasser, welches sich für diese Muskeln als ebenso indifferent erweist, wie für jene der Holothurien, so dass nur die Basis der Kalkpyramide mit dem Muskelringe frei herausragt, und berührt nun monopolar mit der fein zugespitzten Kathode irgend einen Punkt in der Continuität eines der 5 Muskeln, während die andere unpolarisirbare Elektrode in das Wasser des Gefässes taucht, so lässt sich die Bildung eines idiomuskulären localen Wulstes hier noch viel schöner beobachten, als an den Längsmuskeln der Holothurien. Bei gehöriger Abstufung der Stromstärke bietet sich die Erscheinung in den verschiedensten Graden der Entwicklung dar. Die durchscheinende Beschaffenheit der platten, dünnen Muskeln, sowie die Raschheit der Reaction sind hierbei sehr günstig, und es dürfte kaum ein anderes Object geben, das auch nur annähernd so schön die örtlichen Erregungserscheinungen an der Kathode zu demonstriren gestattete. Ausserordentlich scharf und so zu sagen plastisch hebt sich die contrahirte Stelle von der Umgebung als ein weisslicher, undurchsichtiger Wulst von eigenthümlich mattem Glanze ab, der bei Schliessung des Stromes rasch entsteht und während der Schliessungsdauer unverändert bestehen bleibt, um sich erst nach Oeffnung des Kreises allmählich auszugleichen. Reizt man mit einem eben nur wirksamen Strom, so erscheint die Contraction immer nur auf die nächste Umgebung der Austrittsstelle beschränkt, gewinnt aber bei Steigerung der Stromesintensität an Stärke und Ausdehnung, bis endlich der kathodische Wulst an Stelle der Elektrode die ganze Dicke des Muskels in Form einer knotigen Anschwellung durchsetzt. Da die Muskelsubstanz zur Bildung der letzteren sozusagen von beiden Seiten herangezogen wird, so ergiebt sich daraus eine nicht unerhebliche Gesammtverkürzung des Muskels. Doch ist dieselbe niemals so stark, wie bei monopolarer anodischer Reizung.

Hier tritt bei Schliessung des Stromes sofort eine sehr kräftige Zusammenziehung des ganzen Muskels ein, wobei sich die beweglichen Insertionsstellen nach Möglichkeit nähern. Der Muskel erscheint straff gespannt und wie es zunächst den Anschein hat, in allen seinen Theilen gleichmässig verkürzt. Gerade dieser letztere Umstand ist mit Rücksicht auf das früher geschilderte Verhalten bei kathodischer Reizung in hohem Grade auffallend. Dazu kommt noch, dass sich an der Anode selbst nicht nur keine stärkere locale Contraction entwickelt, sondern dass daselbst bei Anwendung nur einigermaassen stärkerer Ströme sogar eine Continuitätstrennung des Muskels erfolgt. Legt man die Elektrode (Anode) an irgend eine Stelle des freien scharfen Randes eines Muskels, so spannt sich derselbe bei der Schliessung sofort sehr stark an, und bald darauf sieht man bei Lupenvergrösserung an der Pinselspitze eine verdünnte, durchsichtige Stelle entstehen, worauf alsbald zunächst die unmittelbar berührten Fasern daselbst reissen und sich nach beiden Seiten zurückziehen. Folgt man mit der Pinselspitze, so lässt sich unter Umständen der ganze Muskel der Quere nach durchtrennen, indem die Fasern in dem Maasse, als man immer tiefere Schichten trifft, an der berührten Stelle einreissen.

Für die richtige Beurtheilung dieser auf den ersten Blick sehr auffallenden Thatsache scheint nun der Schlüssel in dem oben geschilderten Verhalten der Holothurienmuskeln gegeben zu sein. Darüber, dass bezüglich der kathodischen Reizerfolge in beiden Fällen eine fast vollkommene Uebereinstimmung besteht, kann wohl kaum ein Zweifel obwalten. Aber auch das scheinbar ganz abweichende Ergebniss monopolarer, anodischer Reizung der Echinusmuskeln ist im Grunde auf analoge Veränderungen zurückzuführen, wie sie in so klarer Weise an den Längsmuskeln der Holothurien hervortreten. Hier sahen wir an der Eintrittsstelle des Stromes selbst eine locale Erschlaffung entstehen, welche sich durch die Bildung einer verdünnten Stelle markirte, von der aus nach beiden Seiten hin eine bei frischen Präparaten sehr starke Contraction sich entwickelte und so zu einer sehr beträchtlichen Gesammtverkürzung des Muskels führte. Denkt man sich nun einen kurzen, zarten Muskel von gleichen oder ähnlichen Eigenschaften zwischen zwei Insertionsstellen ausgespannt, welche bei der Contraction nur bis zu einem gewissen Grade einander genähert werden können, so wird offenbar der Erfolg der kathodischen Schliessungsreizung sich hier ganz ebenso zu äussern vermögen, wie bei den auf einer nachgiebigen Unterlage ausgespannten Holothurienmukeln. Ganz anders aber wird sich dies bei monopolarer anodischer Reizung verhalten. Tritt dann der Strom irgendwo in der Continuität des Muskels ein, und erfolgt bei der Schliessung eine örtliche Erschlaffung oder bleibt die betreffende Stelle auch nur unerregt, während beiderseits davon eine kräftige Contraction erfolgt, so muss offenbar, wenn die Insertionspunkte nicht weiter genähert werden können, an der Stelle des geringsten Widerstandes eine Continuitätstrennung erfolgen.

Das Zerreissen an der Anode würde demnach darauf zu beziehen sein, dass bei monopolarer anodischer Reizung in der Continuität an der Elektrode selbst eine Erschlaffung, beiderseits aber ein starker Spannungszustand entsteht, wenn sich der Muskel, den gegebenen mechanischen Bedingungen zufolge, nicht weiter zu verkürzen vermag. Auf diesem Umstande beruht es wohl auch, dass es bei den

in situ gereizten Echinusmuskeln nicht wie bei denen der Holothurien an der Anode zur Entstehung einer vertieften Rinne mit wallartig aufgeworfenen Rändern kommt, sondern dass nur eine scheinbar an allen Punkten gleichmässige Spannung sich bemerkbar macht.

Die beiden im Vorstehenden ausführlich besprochenen Fälle eröffnen nun auch das Verständniss für jene complicirteren Fälle, wo, wie beispielsweise im Hautmuskelschlauch vieler Würmer, sowie im Darm von Wirbelthieren, zwei flächenhaft angeordnete Systeme von glatten Muskelzellen unmittelbar über einander liegen, wobei die Richtung der Faserung in beiden rechtwinklig auf einander steht (30). Bringt man einen am besten durch verdünnten Alkohol (5—7 %) gelähmten, möglichst grossen Regenwurm auf eine leitende Unterlage aus mehrfach zusammengelegtem Filtrirpapier oder Kochsalzthon, welche mit der einen (indifferenten) Elektrode in Verbindung steht, und berührt man mit der andern, fein zugespitzten Pinselelektrode die Mitte der dorsalen Fläche eines der breiten Segmente am Vorderende des Wurmes, so sieht man bei genügender Stromstärke und unter Voraussetzung einer möglichst vollständigen Lähmung der Willkürbewegungen und Reflexe das direct berührte Segment, und zwar nur dieses allein, sich ringförmig einschnüren und in diesem Zustand verharren, so lange der Strom geschlossen bleibt. War der Strom stark und die Erregbarkeit der Muskeln eine hohe, so kann diese durch Contraction der Ringmuskeln bewirkte Einschnürung fast bis zum Verschwinden des Lumens der Körperhöhle gehen, wodurch dann natürlich die umgebenden Theile, insbesondere die nächst angrenzenden Segmente passiv mehr oder weniger verzogen werden. Immer jedoch bleibt der Reizerfolg auf das direct berührte Segment beschränkt, und es findet keine Fortpflanzung der Contraction etwa in Form einer peristaltischen Welle statt. Nebst der erwähnten passiven Verziehung der angrenzenden Theile des Hautmuskelschlauchs fehlt aber kaum jemals eine zweifelsohne activ durch Contraction der Längsmuskeln bewirkte Abnahme der Höhe der benachbarten Segmente, die, am stärksten in unmittelbarer Nähe der Einschnürung, weiterhin allmählich abnimmt und sich auch niemals an der ganzen Peripherie der betreffenden Segmente, sondern nur an der der Reizstelle entsprechenden Seite geltend macht. Es handelt sich daher um eine wohl zum grössten Theil activ, theilweise aber auch passiv bewirkte einseitige Verziehung der dem anodisch gereizten Segment benachbarten Körperringe. Dass hier nun wirklich eine Verkürzung der Längsmuskeln vorliegt, geht — abgesehen von der oft sehr beträchtlichen räumlichen Ausbreitung der betreffenden Veränderungen zu beiden Seiten der Ringmuskelcontraction — ganz unzweifelhaft aus der schon erwähnten, meist sehr bedeutenden Abnahme der Höhendimension der betreffenden Segmente hervor, und es bleibt nur fraglich, wie sich in dieser Beziehung das direct gereizte Segment selbst verhält. Es scheint nun, dass hier zwar — wie ohne weiteres ersichtlich — eine oft maximale Erregung der Ringmuskeln vorhanden ist, dass dagegen eine merkliche Verkürzung der Längsmuskeln durchaus fehlt. Dies lässt sich allerdings vielleicht nicht mit voller Bestimmtheit aus dem Umstand allein erschliessen, dass keine Abnahme der Höhe des betreffenden Segmentes eintritt, da ja beide Muskelschichten antagonistisch sowohl in Bezug auf Veränderungen der Länge (Höhe) des Segmentes, als der Breite

wirken, doch scheint auf der anderen Seite der Umstand ausschlaggebend zu sein, dass Fälle beobachtet werden, wo die Contraction der Ringmuskeln vergleichsweise schwächer entwickelt ist, als die Zusammenziehung der Längsmuskeln beiderseits von dem mit der Anode berührten Ringe, so dass dieser letztere sich nur in geringem Maasse zusammenschnürt; gleichwohl nimmt die Höhe dieses Segmentes nicht ab, während dies bei den Nachbarsegmenten in hohem Grade der Fall ist. Jedes Mal aber lässt sich hier auch noch eine andere Thatsache feststellen, welche für die Auffassung der anodischen Reizerfolge von Bedeutung zu sein scheint.

Ist die Contraction der Ringmuskeln eine starke, so gewinnt es den Anschein, als sei die Erregung an allen Stellen des Muskelringes in annähernd gleicher Weise entwickelt, als habe sich, von der Anode ausgehend, der Erregungs- beziehungsweise Contractionsvorgang nach beiden Seiten hin von Querschnitt zu Querschnitt fortgepflanzt. Diese Vorstellung scheint aus einer unbefangenen Betrachtung des Reizerfolges sich unmittelbar zu ergeben. Ist jedoch die ringförmige Einziehung nicht eine maximale, so dass die von der Anode berührte Stelle des Segmentes stets deutlich sichtbar bleibt, so lässt sich meist ohne Schwierigkeit (besonders bei Lupenvergrösserung) erkennen, dass an der Eintrittsstelle des Stromes selbst, sowie in deren allernächster Umgebung nicht nur die Contraction der Längsmuskeln fehlt, sondern dass daselbst auch keine irgend merkliche Zusammenziehung der Ringmuskeln erfolgt. Besonders deutlich lässt sich dieses erkennen, wenn durch Verdunstung die Oberfläche des Wurmes etwas trocken und in Folge davon auch minder elastisch geworden ist. Dann sieht man sehr schön, wie durch Faltung der Epidermis an der Oberfläche des contrahirten Ringes zarte Querrunzeln entstehen, welche sich beiderseits von der Elektrode sehr deutlich ausprägen, in der nächsten Umgebung der anodischen Pinselspitze aber durchaus fehlen. Die letztere muss bei diesem Versuch nur eben feucht sein, um eine Benetzung der Reizstelle zu vermeiden. Man kann sogar in jedem solchen Falle eine direct erschlaffende (hemmende) Wirkung der Anode nachweisen, wenn man die Pinselspitze, während der Strom geschlossen bleibt, nach einer Stelle desselben gereizten Segmentes verschiebt, wo in Folge der Contraction bereits deutliche Querrunzeln ausgebildet sind. Sobald eine solche Stelle mit der Anode berührt wird, sieht man, wie sich dieselbe sofort glättet, und hat ganz den Eindruck, als ob ungeachtet der Contraction benachbarte Theile des Muskelringes an der berührten Stelle selbst eine Erschlaffung und Verlängerung einträte.

Gar nicht selten hat man Gelegenheit, dieses Ausbleiben der Contraction sowohl der Längs- wie der Ringmuskeln an der Anode selbst dadurch noch deutlicher markirt zu sehen, dass sich um die Pinselspitze herum eine kleine flache Delle oder Vertiefung bildet, deren Entstehung sich leicht erklären lässt. Offenbar wird, wenn an zwei sich rechtwinklig kreuzenden, etwa gleich breiten Muskelfaserzügen an der Kreuzungsstelle keine Erregung erfolgt, während sich dagegen die jenseits der Deckfläche gelegenen Arme des Kreuzes, und zwar um so stärker verkürzen, je näher der betreffende Querschnitt der Kreuzungsfläche liegt, eine von vier gleich grossen Wülsten umgrenzte Vertiefung von quadratischer Form entstehen. Ohne dass nun die

Erscheinung an dem gereizten Wurmsegmente wirklich in dieser schmatischen Form sich zeigte, was ja schon durch die anatomischen Verhältnisse ausgeschlossen ist, kann man doch oft genug sehen, dass das mit der Anode berührte Segment an dieser Stelle eingezogen und von etwas gewulsteten Rändern umgeben erscheint, welche letztere theils auf die sich contrahirenden Theile des Ringmuskels an demselben Segmente, theils auf die ebenfalls verkürzten Längsmuskeln der nächst benachbarten Segmente zu beziehen sind.

Noch deutlicher lässt sich die ganze Erscheinung oft machen, wenn man bei geschlossenem Strom mit der Pinselspitze wiederholt leicht über zwei benachbarte Segmente senkrecht zur Faserrichtung der Ringmuskeln hinstreift, da dann sowohl der unerregt bleibende Flächenraum, wie auch das Gebiet der Contraction grösser werden und sich daher schärfer von einander abheben.

Am überzeugendsten tritt übrigens die erwähnte local hemmende Wirkung der Anode an solchen Stellen hervor, wo entweder die Längs- oder die Ringmuskeln oder beide aus irgend welchem Grunde dauernd contrahirt erscheinen. An dem direct berührten Segmente lässt sich die örtliche Erschlaffung beider Fasersysteme dann immer sehr deutlich und in ganz unverkennbarer Weise wahrnehmen.

Nicht minder charakteristisch als an der Anode erscheinen bei elektrischer Reizung des Hautmuskelschlauchs von Lumbricus auch die an der Kathode bei der Schliessung hervortretenden Veränderungen. Man könnte sich eigentlich begnügen, zu sagen, dass sie sich in gerade gegentheiliger Weise äussern, doch dürfte es immerhin nicht überflüssig sein, etwas näher darauf einzugehen.

Richtet man seine Aufmerksamkeit bloss auf das mit der Elektrode berührte Segment, so tritt der Gegensatz des anodischen und des kathodischen Reizerfolges in auffallendster Weise hervor, und man könnte sich — wenigstens bei nicht sehr aufmerksamer Untersuchung — veranlasst sehen, den Sachverhalt einfach so auszudrücken, dass bei Schliessung des Stromes an der Anode ausschliesslich die Ringmuskeln, an der Kathode ausschliesslich die Längsmuskeln erregt werden.

Es wurde jedoch bereits gezeigt, dass die Verhältnisse bei anodischer Reizung keineswegs so einfache sind, und ebenso wenig ist dies bei kathodischer Erregung der Fall. Darüber, dass die Längsmuskeln des direct gereizten Segmentes erregt werden, kann allerdings nicht der geringste Zweifel bestehen, fraglich bleibt aber aus gleich zu erörternden Gründen doch, ob nicht auch die Ringmuskeln, wenigstens örtlich, an der Berührungsstelle selbst miterregt werden.

Für eine genauere Untersuchung empfiehlt es sich zunächst, nicht allzu starke Ströme zu verwenden, da die Beurtheilung sonst nicht unwesentlich erschwert wird. Es sei auch hier wieder bemerkt, dass die Resultate der bipolaren Reizung genau mit denen der monopolaren übereinstimmen. Die auffälligste Veränderung ist, wie schon erwähnt, die Verkürzung (Abnahme der Höhe) des betreffenden Körperringes. Dieselbe macht sich jedoch in der Regel nicht in der ganzen Peripherie gleichmässig geltend, sondern erscheint im Wesentlichen auf die nächste Umgebung der Kathode beschränkt. Hier erscheint in Folge der Längsmuskelcontraction das betreffende Segment wulstförmig gewölbt und reliefartig zwischen den benachbarten Theilen hervortretend. Diese

letzteren nehmen bei Anwendung stärkerer Ströme ebenfalls und in gleicher Weise an der Erregung Theil, so dass dann bei Schliessung des Stromes durch die über mehrere Segmente sich erstreckende Längsmuskelcontraction ein mehr oder weniger stark hervorspringender, im Wesentlichen auf die direct gereizte Stelle beschränkter Wulst entsteht, der sich unter der Kathode selbst am steilsten erhebt und beiderseits ziemlich rasch abfällt. Untersucht man bei geeigneter Stromstärke das kathodische Erregungsgebiet mit der Lupe und achtet besonders auf das Entstehen der Reizwirkung im Momente der Schliessung an dem direct mit der Elektrode berührten Segmente, so ist es in der Regel nicht schwer, sich mit voller Bestimmtheit davon zu überzeugen, dass daselbst auch eine örtlich auf die kathodische Stelle beschränkte Contraction der Ringmuskeln erfolgt, die bei minder aufmerksamer Beobachtung nur deshalb unbemerkt bleibt, weil sie ihrer räumlichen Beschränktheit wegen zu keiner merklichen Verkleinerung des Durchmessers des Muskelringes führt. Diese Wirkung ist bei Anwendung nicht übermässig starker Ströme auf das direct gereizte Segment beschränkt, und man sieht in Folge dessen an der Berührungsstelle oft ganz deutlich eine stärkere höckerförmige Hervorragung entstehen, welche ohne Zweifel auf die sich deckende locale Contraction der Längs- und Ringmuskeln zurückzuführen ist. Für den sicheren Nachweis der letzteren ist der Umstand von wesentlicher Bedeutung, dass am Hautmuskelschlauch die Ringmuskelschicht umgekehrt wie am Darme der Wirbelthiere nach aussen gelegen und daher der Beobachtung direct zugänglich ist. Andernfalls würde es schwer sein, über die Veränderungen der Ringmuskeln, insbesondere bei kathodischer Reizung, sicheren Aufschluss zu erhalten (Fürst, 30).

Im Vorstehenden wurden bisher nur die Erscheinungen der Schliessungserregung näher berücksichtigt. Es erübrigt, nun noch einige Worte über die bei Oeffnung des Stromkreises hervortretenden polaren Veränderungen zu sagen. Wie fast immer, so lässt sich auch hier constatiren, dass zur Auslösung wirksamer Oeffnungserregung im Allgemeinen stärkere Ströme und eine längere Schliessungsdauer erforderlich sind. Dass auch individuelle Verschiedenheiten der Erregbarkeit der Präparate wesentlich mit in Betracht kommen, bedarf kaum besonderer Erwähnung. Im Allgemeinen sind jedoch die Oeffnungsreizerfolge — wenigstens bei Lumbricus — niemals so scharf ausgeprägt wie die Folgewirkungen der Schliessung des Stromes. Am sichersten lässt sich noch das Auftreten einer der anodischen Schliessungswirkung ähnlichen Ringmuskelcontraction an dem vorher kathodisch gereizten Segment bei Oeffnung des Kreises feststellen; doch gelingt es kaum, mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob sich auch in diesem Falle wie bei der anodischen Schliessungsreizung die Contraction zu beiden Seiten einer erschlafften Stelle ausbreitet. Noch schwieriger lässt sich über die Art der Betheiligung der Längsmuskeln bei der Oeffnungswirkung Aufschluss erlangen, welche unter Umständen nach starker anodischer Reizung eines Segmentes eintritt. Es ist dies hier zum Theil mit bedingt durch die verhältnissmässig langsame Ausgleichung des Schliessungsreizerfolges, wodurch — wenigstens zeitweise — so zu sagen eine Uebereinanderlagerung der, wie man wohl annehmen darf, antagonistischen Folgewirkungen der Schliessung und

Oeffnung des Stromes eintritt, was wieder die Beurtheilung des Sachverhaltes wesentlich erschwert.

Ebenso charakteristisch, wie am Hautmuskelschlauch des Regenwurmes, gestalten sich die Erfolge der elektrischen Reizung auch am Blutegel und besonders schön bei Arenicola (29). Auch hier sind die am meisten hervortretenden Erscheinungen bei der Schliessung des Stromes einerseits (an der Anode) die Contraction der Ringmuskeln des direct mit der Elektrode berührten Segmentes, andererseits (an der Kathode) die starke Verkürzung desselben in Folge der Contraction der Längsmuskeln. Der geringe Abstand der den Wurmkörper umgreifenden Querfurchen bedingt es, dass beim Egel insbesondere der kathodische Reizerfolg sich über eine grössere Anzahl von Segmenten erstreckt, während an einem langen Körperring, wie beispielsweise gerade am Vorderende von Lumbricus die kathodische Contraction der Längsmuskeln, wenigstens bei schwacher Reizung, oft nur segmental entwickelt erscheint. Die platte Körperform des Egels lässt ferner die locale Beschränktheit des kathodischen Reizerfolges auf die gereizte Rückenfläche des Wurmes besonders deutlich hervortreten. Niemals sieht man auch hier eine wellenförmige Fortpflanzung der Contraction über grössere Abschnitte des Wurmleibes. Vielmehr bleibt dieselbe in der bei der Schliessung vorhandenen Ausdehnung während der ganzen Schliessungsdauer bestehen, und es gilt dies in gleicher Weise für die anodische Ring- wie für die kathodische Längsmuskelcontraction. Dass die letztere auch bei dem Egel nicht allein vorhanden, sondern von einer gleichzeitigen örtlichen Verkürzung der Ringmuskeln an der Berührungsstelle der Elektrode begleitet ist, lässt sich in jedem Falle mit Sicherheit erkennen. Es entsteht in Folge derselben gerade unter der Pinselspitze ein kleiner, aber deutlicher, quer zur Faserung der Ringmuskeln verlaufender Wulst, welcher der durch die Contraction der Längsmuskeln erzeugten Verdickung gewissermaassen aufgesetzt erscheint. Zu beiden Seiten des kleinen, ziemlich scharf begrenzten Ringmuskelwulstes lässt sich an demselben Ringfaserzuge keine Spur von Erregungserscheinungen erkennen. Wenn bereits vor der Schliessung eine merkliche („tonische") Contraction daselbst bestand, so sieht man dieselbe allerdings an der Austrittsstelle selbst zu jenem localen Wulst sich steigern. Zu beiden Seiten desselben macht sich dann jedoch ganz deutlich eine Erschlaffung der Ringmuskeln geltend, so dass bisweilen die seitlichen Theile des betreffenden Segmentes sich convex fast blasenförmig nach aussen wölben, wodurch eine ganz eigenthümliche, ziemlich complicirte Gestaltsveränderung des Hautmuskelschlauchs in der Umgebung der Elektrode herbeigeführt wird. Auch der durch die örtliche Zusammenziehung der Längsmuskeln bedingte Wulst erscheint, obschon er sich, wie erwähnt, stets über mehrere Körpersegmente erstreckt, nach beiden Seiten hin ziemlich scharf begrenzt (Fürst, l. c.).

Bei Oeffnung des Stromkreises gleichen sich die geschilderten Veränderungen entweder einfach aus, oder es macht sich (bei stärkeren Strömen und längerer Schliessungsdauer) eine Oeffnungserregung in ähnlicher Weise geltend wie beim Regenwurm, indem eine über grössere Abschnitte des vorher gereizten Segmentes sich erstreckende Verkürzung der Ringmuskeln zu einer mehr oder weniger starken segmentalen Einschnürung führt, eine Veränderung, deren Aehnlichkeit mit dem Erfolg der anodischen Schliessungsreizung sofort in die

Augen springt, obschon es schwer ist, eine vollkommene Uebereinstimmung in beiden Fällen nachzuweisen. Während bei Berührung beliebiger Punkte der Oberfläche des Hautmuskelschlauchs von Hirudo mit der Kathode in Folge der gleichzeitigen Verkürzung der Längs- und Ringmuskeln so zu sagen ein Herandrängen der Muskelsubstanz nach der Austrittsstelle des Stromes von allen Seiten her erfolgt, beobachtet man bei der anodischen Reizung ein gerade gegentheiliges Verhalten. Fast deutlicher noch als bei Lumbricus sieht man bei Hirudo im Momente der Schliessung das mit der Anode berührte Segment an der Berührungsstelle selbst unerregt bleiben oder, wenn ein merklicher Tonus vorhanden war, erschlaffen. Für die Contraction beziehungsweise Erschlaffung der Ringmuskeln hat man in diesem Falle ein gutes Merkzeichen in dem gegenseitigen Abstande der zarten Querlinien der Haut, durch welche jedes Segment senkrecht zur Faserrichtung der Ringmuskeln parallel gestreift erscheint. Bei jeder Verkürzung der Ringmuskeln nähern sich an den verkürzten Stellen diese Querstreifen, bei jeder Verlängerung wird ihr Abstand grösser. Das letztere ist nun in ganz unverkennbarer Weise bei Schliessung des Stromes in der nächsten Umgebung der anodischen Pinselspitze der Fall, während weiterhin eine starke Contraction und in Folge dessen eine ringförmige Einziehung des betreffenden Segmentes erfolgt.

Dasselbe gilt nun an gleicher Stelle auch von den Längsmuskeln. Auch diese bleiben an der Elektrode selbst unverkürzt, die Höhe des Segmentes ändert sich nicht. Dagegen macht sich, wie am Regenwurm, beiderseits von der ringförmigen Einschnürung eine je nach der Stromstärke mehr oder weniger ausgebreitete Contraction der Längsmuskeln an den betreffenden Segmenten geltend, welche am stärksten in unmittelbarer Nähe des mit der Anode berührten Körperringes entwickelt nach aussen hin allmählich abnimmt.

Alle im Vorstehenden mitgetheilten Thatsachen weisen übereinstimmend darauf hin, dass sogenannte glatte Muskeln sehr verschiedener wirbelloser Thiere in Bezug auf ihr Verhalten bei elektrischer Reizung eine sehr weitgehende, man könnte wohl sagen vollständige Uebereinstimmung darbieten. Im Allgemeinen erweist sich auch hier das polare Erregungsgesetz als geltend, obschon gewisse Erscheinungen hervortreten, für welche, wie es zunächst scheint, am quergestreiften Muskel alle Analogien fehlen. Als durchgreifende Regel gilt vor Allem wieder der Satz, dass bei Schliessung eines genügend starken Stromes an der physiologischen Kathode Erregung und Contraction erfolgt. Dort, wo es zunächst den Anschein hatte, als handle es sich um eine Ausnahme von dieser Regel (wie insbesondere an den Ringfasern des Hautmuskelschlauches der Würmer), lässt sich nichtsdestoweniger bei genauerer Prüfung die Geltung des erwähnten Gesetzes nachweisen. Als besonders bemerkenswerth muss hierbei der Umstand erwähnt werden, dass die kathodische Schliessungserregung in allen Fällen nur auf die Austrittsstelle des Stromes und deren nächste Umgebung in Form eines localen „idiomuskulären" Wulstes (Schliessungsdauercontraction) beschränkt bleibt. Niemals ist eine wellenförmige Fortpflanzung der Contraction zu bemerken.

In Uebereinstimmung mit dem polaren Erregungsgesetz steht ferner auch die weitere Thatsache, dass bei Schliessung des

Stromes örtlich an der Anode keine Erregung, wohl aber Hemmung eines bereits bestehenden Erregungszustandes eintritt, während dagegen an gleicher Stelle unter Umständen Oeffnungserregung erfolgt. Wenn dem ungeachtet bei monopolarer anodischer Reizung fast stets eine oft sehr starke Gesammtverkürzung der Muskelzüge eintritt, so konnte nachgewiesen werden, dass die zu Grunde liegende Erregung bei Schliessung des Stromes nicht von der Anode selbst ausgeht, sondern vielmehr in der Umgebung derselben in einer noch näher zu erörternden Weise entsteht. Hierauf muss bei elektrischer Reizung des Hautmuskelschlauches der Würmer die auf den ersten Blick so auffallende Thatsache bezogen werden, dass bei Schliessung des Stromes an der Anode eine unter Umständen maximale Einschnürung des direct berührten Segmentes erfolgt, und in gleicher Weise erklärt sich die starke Verkürzung der Echinus- und Holothurienmuskeln bei monopolarer anodischer Reizung, sowie das nicht minder auffallende Zerreissen der ersteren an der Eintrittsstelle des Stromes.

Von dem gewonnenen Standpunkte aus lassen sich nun auch die auf den ersten Blick so sehr überraschenden und scheinbar sehr abweichenden Reizerfolge am Darm der Wirbelthiere leicht und befriedigend erklären (31). Berührt man bei genügender Intensität des Reizstromes eine beliebige Stelle der Oberfläche einer ruhig daliegenden Dünndarmschlinge irgend eines Säugethieres mit der anodischen Pinselspitze, während sich die Kathode wieder an einer indifferenten Körperstelle (Leber, Magen etc.) befindet, so sieht man ganz ähnlich wie beim Hautmuskelschlauch der Würmer sofort eine ringförmige Einschnürung entstehen, welche unter Umständen zum völligen Verschluss des Darmrohres an der betreffenden Stelle führen kann. Diese Contraction bleibt während der Dauer der Schliessung bestehen, vorausgesetzt, dass sich die letztere nicht über eine allzu lange Zeit erstreckt, und gleicht sich nach Oeffnung des Stromes ziemlich rasch wieder aus. Besonders schön lässt sich dieser Erfolg der Reizung an Darmschlingen beobachten, welche entweder durch flüssigen oder gasförmigen Inhalt mässig ausgedehnt sind. Solange der blossgelegte Darm noch wenig abgekühlt und daher noch sehr erregbar ist, pflegen bei Schliessung des Stromes neben der localen Contraction der Ringmuskeln an der Anode auch mehr oder minder deutliche peristaltische, beziehungsweise antiperistaltische Bewegungen in der Umgebung der direct gereizten Stelle aufzutreten, von denen sich in diesem Falle kaum mit Sicherheit sagen lässt, ob sie direct durch Stromzweige verursacht oder von dem primären Reizorte aus fortgeleitet sind. Es wird später noch zu erwähnen sein, dass die Anode unter Umständen in der That der Ausgangspunkt peristaltisch nach beiden Seiten hin fortschreitender Contractionen werden kann, während in anderen Fällen eine bloss locale Einschnürung hervortritt. Verschiedene Abschnitte des Darmes verhalten sich in dieser Beziehung ganz gleichartig und machen sich höchstens gradweise Unterschiede bemerkbar, die durch die verschiedene Entwicklung der Ringmuskelschicht bedingt sind. So kommt es an den dünnwandigen und gewöhnlich stark gefüllten Colon der Pflanzenfresser meist nicht zu einer die ganze Peripherie umgreifenden Einschnürung, sondern nur zur Bildung mehr oder weniger tiefer segmentaler Furchen.

Ganz wesentlich verschieden gestaltet sich der Erfolg nach Wendung des Stromes bei kathodischer Reizung des Darmes. Wenn

Schillbach, welcher zuerst die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des Darmes näher untersuchte, in diesem Falle kurzweg von einer localen Contraction spricht und den Unterschied in der Wirkungsweise beider Elektroden im Wesentlichen nur darin erblickt, dass „an der Anode peristaltische Wellen besonders in aufsteigender Richtung", an der Kathode dagegen meist locale Contractionen hervortreten, so kann man dem nicht ganz beistimmen. Denn einerseits ist das Auftreten einer nur auf den Ort der directen Reizung beschränkten Contraction auch an der Anode ein überaus häufiger Befund, und auf der anderen Seite muss hervorgehoben werden, dass die sichtbaren Erregungserscheinungen an Stelle der Kathode immer einen von dem Reizerfolg an der Anode ganz wesentlich verschiedenen Charakter zeigen. Während die ganz typische, ringförmige Einschnürung an der Anode niemals fehlt und sowohl am Dünndarm wie auch am Colon oder Rectum in gleicher Weise hervortritt, sind die Erregungserscheinungen an der Kathode sowohl bei verschiedenen Thierspecies, wie auch an verschiedenen Darmabschnitten eines und desselben Thieres in sehr wechselndem Grade entwickelt. Bei Kaninchen, Meerschweinchen, Mäusen sieht man bei Schliessung eines Stromes, der an der Anode eine vollkommene Zuschnürung des Darmrohres bewirkt, an der Berührungsstelle der Kathode eine kaum merkliche Veränderung eintreten, und nur bei genauerem Zusehen erkennt man, dass sich daselbst eine schmale leistenförmige Verdickung bildet, welcher zugleich in der nächsten Umgebung eine flache, dellenartige Einziehung der Oberfläche entspricht. Diese an der Austrittsstelle des Stromes am Dünndarm von Kaninchen oder Meerschweinchen nur angedeutete Längsleiste tritt am Katzen- oder Hundedarm stets als eine kammartig hervorspringende, der Längsaxe des Darmrohres parallel laufende Verdickung hervor, welche nach Art einer Narbe zu einer Verziehung der nächsten Umgebung führt, wodurch an der betreffenden Seite der Darmwand eine flache, dellenförmige Vertiefung entsteht, aus deren Mitte sich die erwähnte Leiste erhebt. Auch diese Veränderungen bleiben während der Schliessungsdauer des Stromes bestehen und gleichen sich erst nach der Oeffnung des Kreises mehr oder weniger rasch aus. Sehr interessant gestalten sich ferner die polaren Erregungserscheinungen an den verschiedenen Abschnitten des Colon der Pflanzenfresser, wo die anatomische Anordnung der Muskelschichten in unverkennbarer Weise an die bei den Holothurien gegebenen Verhältnisse erinnert. In beiden Fällen bilden die beim Darm aussen gelegenen Längsmuskeln keine zusammenhängende Schichte, sondern sind ausschliesslich (Holothurien) oder doch vorwiegend (Dickdarm) auf einzelne bandförmige Streifen (Tänien) zusammengedrängt, zwischen denen die Ringmuskulatur zu Tage tritt. Tritt nun ein elektrischer Strom an irgend einem Punkte einer solchen Tänie aus, so entsteht eine sehr deutliche locale Dauercontraction, welche ausbleibt, wenn der Strom an gleicher Stelle eintritt; dagegen erfolgt dann in der Regel eine segmentale Einschnürung der Darmwand, die auf eine Erregung der Ringmuskeln zu beziehen ist. Befindet sich die Anode an irgend einer Stelle der Oberfläche eines Haustrums selber, so tritt die zuletzt erwähnte Folgewirkung der Reizung nur um so deutlicher hervor. Tritt dagegen der Strom an der Oberfläche eines Haustrums aus, so entsteht daselbst ein narbenähnlicher, senkrecht zur Faserrichtung ver-

laufender, schmaler Wulst, der auf die nächste Umgebung der Kathode beschränkt bleibt und, wie sich besonders bei Lupenvergrösserung erkennen lässt, im Wesentlichen nur durch eine locale Dauercontraction der Ringmuskelfasern bedingt wird. Die Erscheinung ist sonach durchaus analog dem kleinen, scharf begrenzten Querwulst bei kathodischer Reizung der Holothurienringmuskeln. Minder klar tritt begreiflicher Weise diese locale Erregung der Ringmuskeln des Darmes an der Kathode in allen jenen Fällen hervor, wo eine Längsmuskelschicht von erheblicher Dicke vorhanden ist. Doch darf man wohl die eigenthümliche, dellenförmige Einziehung der Oberfläche des Dünndarmes, aus deren Mitte sich der narbenähnliche Wulst erhebt, zum Theil mit auf eine locale kathodische Erregung der durch die Längsfasern gedeckten Ringmuskeln beziehen. Und ebenso scheint das sehnenartige Vorspringen einer Dickdarmtänie bei kathodischer Reizung durch die Entstehung eines localen Ringmuskelwulstes mitbedingt zu sein. Erinnert man sich jenes eigenthümlichen und ganz charakteristischen Verhaltens der Ringmuskeln der Holothurien bei anodischer Reizung, sowie der entsprechenden Erregungserscheinungen am Hautmuskelschlauch der Würmer, so dürfte kaum ein Zweifel bestehen können, dass auch die ringförmige oder segmentale Einschnürung der Darmwand an der Anode in gleicher Weise zu Stande kommt. Freilich sind die Verhältnisse hier bei Weitem nicht so klar und leicht zu erkennen wie dort, am allerwenigsten aber wieder am Dünndarm. Viel eher erscheint hierzu noch der stark gefüllte Dickdarm der Pflanzenfresser geeignet. Hier ist bei schwächeren Strömen die Contraction an der Anode keine vollständig umgreifende, und man sieht dann unter Umständen sehr deutlich, besonders wenn die Oberfläche des Darmes etwas trocken geworden ist, wie bei Schliessung des Kreises die nächste Umgebung der Anode glatt bleibt, während sich beiderseits davon in Folge der Zusammenziehung der Ringmuskeln zahlreiche Runzeln bilden. Auch die Längsmuskelzüge der Tänien bleiben keineswegs unerregt, wenn die Anode irgendwo im Verlauf derselben angelegt wird; doch sind die Folgewirkungen hier leichter zu übersehen. Wieder bleibt die nächste Umgebung der Anode unerregt, während in der Umgebung Contraction erfolgt. Am Dünndarm, wo die anatomischen Verhältnisse in Bezug auf die elektrische Reizung noch ungünstiger sind, als am Hautmuskelschlauch der Würmer, sind dem entsprechend die eben geschilderten Erregungserscheinungen sehr schwer im Einzelnen zu analysiren, und bleiben als deutlich hervortretende Erfolge eigentlich nur die starke und ausgebreitete Schliessungscontraction der Ringmuskeln an der Anode, sowie die locale Verkürzung der Längsfasern an der Kathode erkennbar. Es kann aber nicht bezweifelt werden, dass ersterenfalls auch die Längsmuskeln, letzterenfalls (wenigstens bei stärkeren Strömen) auch die Ringmuskeln gleichzeitig und in gleicher Weise miterregt werden (29).

An die zuletzt besprochenen Erfahrungen am Darme der Warmblüter reihen sich naturgemäss die Resultate einer ausgedehnten Experimentaluntersuchung von Engelmann über die elektrische Erregung des Ureter an (5). Es ist begreiflich, dass mit Rücksicht auf die geringe Grösse dieses, Ring- und Längsmuskeln in analoger Anordnung wie der Darm enthaltenden Rohres, feinere Details der

Gestaltveränderungen beider Muskelhäute an den Polen des Reizstromes sich hier viel schwerer werden erkennen lassen, als in den bisher besprochenen Fällen. Dazu kommt noch, dass eine Erscheinung, welche beim Darm nur ausnahmsweise beobachtet wird, beim Ureter beherrschend in den Vordergrund tritt, nämlich die peristaltische Fortleitung des Erregungs- beziehungsweise Contractionsvorganges vom Orte der Entstehung aus. Schon Schillbach (32) giebt an, dass bei Reizung des Darmes mit dem Kettenstrome „an der Kathode nur eine an dem Ort der Reizung beschränkt bleibende Contraction sich bildete", während an der Anode eine locale Contraction auftrat, die sich wenige Sekunden später in eine intensive peristaltische Contraction nach auf- und abwärts umwandelte. An ausgeschnittenen, überlebenden (erwärmten) Darmstücken habe ich selbst ebenfalls oft das peristaltische resp. antiperistaltische Fortschreiten der an der Anode ausgelösten Contraction der Ringmuskeln beobachtet. Wie aber überhaupt die Fortleitung einer örtlich gesetzten Erregung in der Darmmuscularis von verschiedenen, vorläufig nicht genauer festgestellten Momenten abhängt, so gilt dasselbe auch hinsichtlich der polaren Reizwirkungen. Es scheint einerseits eine hohe Erregbarkeit der reizbaren Theile erforderlich zu sein, während andererseits wieder der im Darm selbst gelegene Nervenmechanismus bei dem Zustandekommen fortschreitender Contraction eine ganz wesentliche Rolle spielen dürfte. Die Mehrzahl der Autoren neigt sich überhaupt der Ansicht zu, dass sowohl die normale, wie jede durch künstliche Reizung auszulösende Peristaltik stets und nur durch das Darmnervensystem vermittelt wird (Nothnagel, Lüderitz 33). Ohne in dieser Frage, welche bereits früher berührt wurde, bestimmte Stellung zu nehmen, sollte hier nur auf die Möglichkeit der Fortleitung der an den Polen des Kettenstromes ausgelösten Erregungswirkungen hingewiesen werden. Bei Anwendung starker Ströme beobachtete dies Lüderitz sowohl vom positiven wie vom negativen Pole aus; doch schien die Kathode stärker zu wirken als die Anode. „Beim Kaninchen und Meerschweinchen stellt diese Wirkung in ausgeprägten Fällen sich dar als eine, mehrere Centimeter weit je auf- und abwärts von der Elektrode eintretende Contraction der Längsmuskellage des Darmes, der eine ausschliesslich oder vorwiegend pyloruswärts verlaufende Contraction der Ringmuskellage sich anschliesst: bei der Katze tritt eine entweder auf- und abwärts gleichweit oder pyloruswärts weiter sich erstreckende Contraction der Ringmuskeln auf" (33. p. 14).

Diesen sehr wechselnden und in ihrer Deutung noch unsicheren Befunden gegenüber zeichnen sich die Folgewirkungen der elektrischen Reizung des Ureter ebenso sehr durch die Sicherheit ihres Eintretens, wie durch ihre grosse Regelmässigkeit aus. Die grundlegenden Untersuchungen von Engelmann haben ergeben, dass, abgesehen von der Langsamkeit aller Reactionen, hinsichtlich der polaren Erregungserscheinungen eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem Ureter und quergestreiften Stammesmuskeln besteht, so dass diese Beobachtungen geradezu mit die wichtigste Stütze für die Annahme der unumschränkten Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes bilden. Um so mehr muss auf den ersten Blick die Thatsache überraschen, dass, so lange sich nur der Ureter in situ befindet, der Erfolg der elektrischen Reizung mit dem Kettenstrome sich gerade entgegengesetzt gestaltet, als es nach Engelmann's Untersuchungen zu er-

warten war. Legte Engelmann unpolarisirbare Elektroden an zwei Punkten in der Continuität des mit möglichster Schonung und unter Vermeidung erheblicher Abkühlung völlig frei präparirten Ureter vom Kaninchen an, so schnürte sich bei Schliessung eines Kettenstromes nach einem kürzeren oder längeren, immer jedoch unmittelbar merklichen Latenzstadium das Muskelrohr an der von der Kathode berührten Stelle zusammen, während zur selben Zeit noch innerhalb der ganzen intrapolaren Strecke, sowie an der Anode Ruhe herrscht. Unmittelbar darauf sieht man dann eine Contractionswelle ganz wie nach örtlicher mechanischer Reizung von der Kathode ablaufen, und zwar ebensowohl in peristaltischer wie antiperistaltischer Richtung. Wie die Schliessungserregung von der Kathode, so sah Engelmann die Oeffnungserregung ausschliesslich von der Anode ausgehen; die Zusammenziehung fängt stets genau an der Stelle an, wo vorher der Strom aus der Elektrode in den Ureter eintrat, nie gleichzeitig in einem grösseren Stück der durchflossenen Strecke. Wie beim quergestreiften Muskel bildet auch hier die Oeffnung eines Kettenstromes im Allgemeinen einen schwächeren Reiz als die Schliessung, so dass es einer grösseren Stromesintensität und insbesondere einer längeren Schliessungsdauer bedarf, um einen sichtbaren Erfolg zu erzielen. Inducirte Ströme wirken nach Engelmann genau so wie Kettenströme von sehr kurzer Dauer (Stromstösse), d. h. im Allgemeinen nur als Schliessungsreize, wobei die Erregung von der Kathode ausgeht. Nur bei sehr hoher Erregbarkeit und Strömen von bedeutender Intensität scheint die Contraction unter Umständen an beiden Polen gleichzeitig zu beginnen.

Legt man jedoch bei einem Meerschweinchen oder Kaninchen die beiden Elektroden nach Beiseiteschieben der Eingeweide an zwei verschiedenen Stellen in der Continuität des in situ befindlichen Ureter an oder berührt nur mit der einen Elektrode nach einander beliebige Stellen desselben, während die andere an irgend einen indifferenten Punkt des Thieres angelegt wird, so sieht man die Schliessungserregung stets von der Anode ausgehen. Niemals lässt sich unter diesen Umständen kathodische Schliessungs- oder anodische Oeffnungserregung wahrnehmen.

Von den schwächsten, wirksamen Strömen angefangen bis zu den stärksten, die man berechtigter Weise anwenden kann, sowie im Allgemeinen auch unabhängig von der Lage der Elektroden und der Richtung des Stromes schnürt sich der Ureter bei Schliessung des Kreises stets zuerst an der Anode zusammen, worauf sich die Welle ganz in der von Engelmann geschilderten Weise in der Regel nach beiden Seiten hin fortpflanzt. Dasselbe gilt bezüglich der Oeffnungserregung, welche bei Anwendung genügend starker Ströme nach längerer Schliessungsdauer an der Kathode entsteht. Die Art der Contraction lässt es nicht zweifelhaft erscheinen, dass es sich in beiden Fällen um eine gleichzeitige Erregung der Ring- und Längsmuskeln handelt. Die Kleinheit des Objectes macht es dagegen schwierig, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Schliessungscontraction wirklich von der Berührungsstelle der anodischen Pinselspitze mit dem Ureter ausgeht und ob andererseits eine locale Dauercontraction an der Kathode vorhanden ist. Das letztere lässt sich nun in der That mittels der Lupe feststellen, so dass es kaum zu bezweifeln sein dürfte, dass man es bei den polaren Reizerfolgen an dem in situ

befindlichen Ureter mit Erscheinungen zu thun hat, welche eine vollkommene Analogie bilden zu den entsprechenden Reizerfolgen am Darm.

Der auffallende Gegensatz der Befunde Engelmann's und der Erfahrungen an dem in situ befindlichen Organ legt sofort den Gedanken nahe, dass die scheinbare Umkehr der Polwirkungen im Wesentlichen nur auf der Verschiedenheit der physikalischen Bedingungen, insbesondere der Stromvertheilung beruht. Versuche, welche in dieser Richtung angestellt wurden, haben die Richtigkeit dieser Vermuthung durchaus bestätigt und sind zugleich geeignet, den Schlüssel zu liefern zur Erklärung der in der Umgebung der Anode an vielen anderen glattmuskeligen Theilen auftretenden Erregungserscheinungen, von denen oben ausführlich die Rede war.

Da der ausgeschnittene Ureter von Säugethieren selbst nach Stunden wieder vollkommen reizbar wird, wenn man ihn auf Körpertemperatur erwärmt, so lassen sich an demselben unter verschiedenen Bedingungen leicht Reizversuche anstellen. Bringt man ein solches Präparat auf eine mit physiologischer Kochsalzlösung benetzte, oder noch besser mit einem schmalen Streifen feuchten Fliesspapiers belegte, von unten her auf etwa 38—40° erwärmte Glasplatte, so

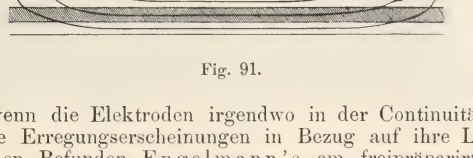


Fig. 91.

stimmen, wenn die Elektroden irgendwo in der Continuität angelegt werden, die Erregungserscheinungen in Bezug auf ihre Localisation stets mit den Befunden Engelmann's am freipräparirten Ureter des lebenden Thieres überein. Mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit sieht man, wie immer auch die Elektroden angelegt werden, den schlaff auf der Unterlage liegenden Ureter im Augenblick der Schliessung an Stelle der Kathode sich zusammenschnüren, worauf die Contraction wellenförmig entweder nur in einer oder in beiden Richtungen fortschreitet. Genau dasselbe erfolgt bei Anwendung stärkerer Ströme und längerer Schliessungsdauer an der Anode im Momente der Oeffnung des Reizkreises. Bettet man nun, ohne an der sonstigen Versuchsanordnung etwas zu ändern, den ausgeschnittenen Ureter auf einen dicken Bausch aus mehrfach zusammengelegtem Fliesspapier oder auf einen entsprechend erwärmten Block aus Kochsalzthon, so zeigt sich sowohl bei bipolarer wie bei monopolarer Reizung ebenso regelmässig ein entgegengesetztes Verhalten, indem, wie an dem frischen in situ befindlichen Organ, die Schliessungserregung an der Anode, die Oeffnungserregung an der Kathode zu erfolgen scheint. Es ist klar, dass dies nur aus der Verschiedenheit der Stromvertheilung erklärt werden kann. Befindet sich das dünne Muskelrohr des Ureter frei in der Luft ausgespannt oder auf einer nichtleitenden Unterlage, so wird sich die Stromvertheilung etwa in der Weise gestalten, wie dies in der beistehenden Figur (Fig. 91) nach Engel-

mann dargestellt ist. Man sieht, dass auch, wenn die Schliessungserregung nur an den Austrittsstellen des Stromes aus der Muskelhaut zu Stande kommt (die letztere ist in der Figur schraffirt), dasselbe doch auch in der Nähe der positiven Elektrode der Fall sein könnte und eigentlich müsste. „Verfolgt man die in der Figur gezeichneten, von $E+$ (der Anode) ausgehenden Stromzweige, so bemerkt man, dass ein Theil derselben an den Punkten E^1, E^2, E^3 etc. aus der Muskelhaut austritt. Diese Punkte (secundäre Kathodenstellen) liegen in unmittelbarer Nähe der positiven Elektrode, sind aber natürlich in Bezug auf die Muskelsubstanz als negative Pole (physiologische Kathode) aufzufassen. An ihnen müsste also Schliessungserregung eintreten." Dass dies thatsächlich nicht geschieht, bezieht Engelmann theils auf die Verschiedenheit der Stromdichte an der der Elektrode zugewendeten und der davon abgekehrten Seite, anderntheils auf die Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens der contractilen Substanz in der Gegend der positiven Elektrode, von der später noch näher zu handeln

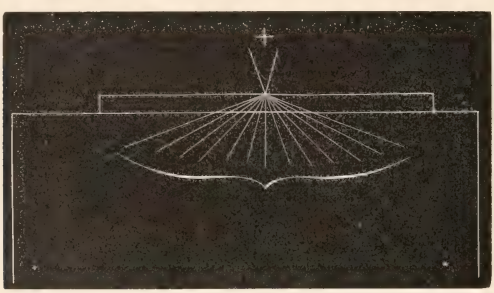


Fig. 92.

sein wird. Eine viel weitere Ausbreitung der Stromfäden und daher eine viel reichere Entwicklung secundärer Kathodenstellen in der Umgebung der Anode und umgekehrt secundär anodischer Stellen in der Umgebung der Kathode wird aber immer dann gegeben sein, wenn sich der Ureter noch in situ befindet oder auf einer massigen leitenden Unterlage liegt (Fig. 92). Es wird dann unter sonst günstigen Bedingungen bei Schliessung des Stromkreises an zahllosen Stellen in der Umgebung der Anode (nicht an dieser selbst) Erregung (Contraction) erfolgen, die sich entweder wellenförmig fortpflanzt (Ureter) oder als Dauercontraction localisirt bleibt. Umgekehrt wird durch die Nachbarschaft secundär anodischer Stellen jede weitere Ausbreitung der an der eigentlichen Kathode ausgelösten Schliessungserregung verhindert.

Es bedarf kaum noch des besonderen Hinweises, dass dieselben Betrachtungen auch in allen andern früher schon erwähnten Fällen Berechtigung und Geltung haben müssen, wo, wie bei den Muskeln der Holothurien und Echiniden, sowie am Hautmuskelschlauch der Würmer und am Darm der Wirbelthiere, von vornherein und unvermeidlich die Bedingungen für eine weitere Ausbreitung der Stromfäden in der Umgebung der berührenden Elektroden und daher auch

für das Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen gegeben sind. Die beträchtliche Dicke aller dieser Theile bedingt es, dass die Stromfäden auch bei bipolarer Reizung nicht, wie etwa beim freipräparirten Nerven oder Ureter, sich vorwiegend parallel der Längsaxe des Organes zwischen den beiden von den Elektroden berührten Stellen abgleichen, sondern es muss unter allen Umständen eine weitere Ausbreitung und so zu sagen ein Ausstrahlen der Stromfäden in der Umgebung der Eintrittsstelle sowohl, wie der Austrittsstelle erfolgen.

Als wichtigstes und wesentliches Ergebniss der vorstehend beschriebenen Versuche an verschiedenen glattmuskeligen Theilen stellt sich vor Allem die Thatsache heraus, dass in Uebereinstimmung mit dem polaren Erregungsgesetz, wie es sich für den quergestreiften Muskel als geltend zeigte, die Schliessungserregung ausnahmslos nur an der physiologischen Kathode, d. i. den wirklichen Austrittsstellen des Stromes aus der contractilen Substanz des Gesammtmuskels, ausgelöst wird, von wo sie sich nur ausnahmsweise über weitere Strecken fortpflanzt; an der physiologischen Anode selbst tritt dagegen niemals bei Schliessung des Stromkreises Erregung ein, wohl aber macht sich im Falle des Bestehens eines tonischen Contractionszustandes an der genannten Stelle eine locale Hemmung des bestehenden Erregungszustandes als eine mehr oder weniger deutliche örtliche Erschlaffung des Muskelgewebes bemerkbar, worauf unter Umständen nach Oeffnung des Stromes eine Contraction folgt, die in Bezug auf Ausdehnung und Charakter vollkommen der kathodischen Schliessungsdauercontraction gleicht. Während nun diese letztere fast immer als ein ziemlich scharf begrenzter Wulst auftritt, macht sich zu beiden Seiten der Anode eine oft über grössere Strecken ausgedehnte Schliessungsdauercontraction von ganz anderem Charakter bemerkbar, welche in einzelnen Fällen (Darm, Hautmuskelschlauch der Würmer, Ureter) den Anschein erweckt, als ob hier die Schliessungserregung überhaupt nur oder doch ganz vorwiegend von der Anode ausginge, eine Ansicht, die in der That von Jofè hinsichtlich des Darmes geäussert wurde (34).

Es fragt sich, ob etwas diesem Verhalten Analoges sich auch am quergestreiften Stammesmuskel beobachten lässt. Es wird sich jedoch empfehlen, vor Erörterung dieser Frage die hiermit in nahem Zusammenhang stehenden und in vieler Beziehung sehr interessanten polaren Reizwirkungen am Herzmuskel noch etwas näher, als es bisher schon geschehen ist, ins Auge zu fassen (35). Da sich das Herz in rhythmisch wechselnden Zuständen der Contraction und Erschlaffung befindet, so ist man hier in die Lage versetzt, die Wirkung des Stromes in beiden Phasen vergleichend zu prüfen. Man bedient sich hierbei am besten des möglichst langsam schlagenden Herzens eines Kaltblüters, etwa eines recht stark abgekühlten grossen Frosches. Setzt man dann zwei ganz fein zugespitzte Pinselelektroden auf die Oberfläche des Ventrikels an zwei möglichst von einander entfernten

Punkten und schliesst nun einen hinreichend starken Kettenstrom dauernd, so beobachtet man eine höchst auffallende Erscheinung: Bei jeder neuen systolischen Zusammenziehung entsteht während der Schliessungsdauer des Stromes an der Anode eine locale Erschlaffung des Ventrikels in Form einer dunkelrothen, blasenartigen Vorwölbung, während an der Kathode keinerlei merkliche Veränderungen auftreten; dagegen erschlafft nach Oeffnung des Stromkreises die kathodische Stelle während einer oder mehrerer Systolen immer zuerst, und bietet daher ein ganz ähnliches Bild dar, wie die Anode während der Schliessungsdauer. Noch besser lassen sich diese Erscheinungen bei Anwendung der monopolaren Reizmethode untersuchen, indem man die eine unpolarisirbare Pinselelektrode an einer indifferenten Stelle (etwa der Kehlhaut) ansetzt, während die andere fein zugespitzt einen beliebigen Punkt des Ventrikels der Art berührt, dass ohne starken Druck die leitende Verbindung auch während der Bewegungen des Herzens in keinem Augenblicke aufgehoben ist. Je nach Stärke und Richtung des Stromes, und je nach dem Zustande, in welchem sich das Herzmuskel im Momente der Reizung befindet, beobachtet man dann verschiedene Wirkungen.

Tritt der Strom durch die den Ventrikel berührende Elektrode ein und schliesst man im Beginne der Systole, so sieht man als erste Wirkung schwacher Reizung (1 Dan., Rheochordwiderstand 20 und mehr) regelmässig eine Erschlaffung an der Berührungsstelle und in deren nächster Umgebung eintreten, die sich bei jeder neuen systolischen Zusammenziehung wiederholt, so lange der Strom geschlossen bleibt. Mit wachsender Stromesintensität nimmt auch der Grad und die Ausdehnung der Anfangs streng localen, sich dann nur als kleiner rother Fleck von kaum 1 mm Durchmesser von der contrahirten, blassen Umgebung abhebenden Erschlaffung zu. Dieselbe tritt immer deutlicher als bluterfüllte Ausbauchung der Muskelwand des Ventrikels hervor und breitet sich nun verhältnissmässig rasch nach allen Seiten über den Umfang der primär erschlafften Stelle aus. Wie Schiff mit Rücksicht auf die ganz analogen Folgeerscheinungen localer mechanischer Reizung richtig beschreibt, scheint es bisweilen, als bliebe die diastolische Erschlaffung, wenn sie erst eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, „einen kurzen Moment" stehen, um sich dann langsamer über die ganze Kammer zu verbreiten. Ebenso deutlich habe ich jedoch in anderen Fällen, besonders an sehr stark abgekühlten, langsam schlagenden Herzen, deren man sich überhaupt mit Vortheil bei allen diesen Versuchen bedient, beobachten können, dass von der primär erschlafften Stelle an der Anode die diastolische Welle sich mit gleichmässiger Geschwindigkeit über den ganzen Ventrikel ausbreitet.

Genau dieselben Erscheinungen, welche man an dem contrahirten Ventrikel bei Schliessung eines Kettenstromes an Stelle der Anode beobachtet, treten unmittelbar nach Oeffnung des Kreises an Stelle der Kathode hervor.

Wenn man demnach bei derselben Versuchsanordnung wie vorher den Strom wendet, ohne die Elektroden zu verschieben, so sieht man bei genügender Intensität und Schliessungsdauer nach der Oeffnung im Momente der stärksten systolischen Zusammenziehung die vorher

anodische, nunmehr kathodische Stelle des Ventrikels immer zuerst erschlaffen. Wieder wächst die Ausbreitung der ursprünglich localen Diastole mit der Stromstärke, aber es kommt hier noch ein zweites, nicht minder wichtiges Moment in Betracht, nämlich die Schliessungsdauer des Reizstromes. Bis zu einem gewissen Grade kann man daher die Wirkung stärkerer Ströme durch ein längeres Geschlossenbleiben schwächerer ersetzen. Immer jedoch bedarf es von vornherein stärkerer Ströme, um die kathodische Oeffnungserschlaffung mit gleicher Deutlichkeit hervortreten zu sehen, wie die anodische Schliessungserschlaffung.

Man kann die vorstehend geschilderten polaren Erschlaffungserscheinungen an dem systolisch contrahirten Ventrikel des Froschherzens in sehr zierlicher und instructiver Weise zur Anschauung bringen, wenn man beide, fein zugespitzte Faden- oder Pinselelektroden an zwei von einander möglichst entfernten Punkten der Ventrikeloberfläche in Längs- oder Querrichtung aufsetzt und einen nicht zu schwachen Strom während einiger Zeit geschlossen lässt. Während der Schliessungsdauer entsteht dann bei jeder neuen, systolischen Zusammenziehung eine locale Diastole an der Anode. Nach Oeffnung des Stromes kehrt sich dagegen das Verhältniss um, indem jetzt während zwei oder selbst mehrerer auf einander folgender Systolen die kathodische Stelle zuerst erschlafft.

Wenn es gelänge, das Froschherz in einer länger dauernden systolischen Zusammenziehung zu erhalten, so würde in diesem Zustande offenbar die einzige sichtbare Wirkung der elektrischen Reizung mit dem Kettenstrome eine bei der Schliessung an der Anode, bei der Oeffnung aber an der Kathode auftretende locale Erschlaffung der Muskelwand des Ventrikels sein, also so zu sagen ein Gegenstück zu dem Verhalten des diastolisch erschlafften Muskels. Es ist schwer und mehr oder weniger Sache des Zufalls, am Froschherzen eine lang anhaltende systolische Zusammenziehung zu erreichen, dagegen gelingt dies ausserordentlich leicht an dem Herzmuskel mancher wirbellosen Thiere, wie beispielsweise am Schneckenherzen (35). Es wurde schon früher erwähnt, dass der auf einer Canüle aufgebundene Ventrikel desselben in Folge plötzlicher Füllung mit Flüssigkeit (Schneckenblut, 0,6 % NaCl) nach Ablauf einer grösseren oder kleineren Zahl regelmässiger Zusammenziehungen sehr oft in einen lang anhaltenden, gleichmässigen Contractionszustand geräth. Leitet man nun während dieser Zeit den Strom von 1—2 Daniell'schen Elementen mittels unpolarisirbarer Elektroden hindurch, indem man das gehörig durchfeuchtete Fadenende der unteren, um die Herzspitze gelegten Ligatur in ein Gefäss mit Kochsalzlösung tauchen lässt, in welche zugleich die eine Elektrode eintaucht, während die andere fein zugespitzte Pinselelektrode oberhalb der an der Grenze zwischen Vorkammer und Ventrikel befindlichen Ligatur anliegt, so beobachtet man bei Schliessung des Stromkreises in allen Fällen eine sofortige Erschlaffung des Ventrikels, die jedoch bemerkenswerther Weise niemals gleichzeitig an allen Punkten der durchflossenen Strecke erfolgt, sondern ausnahmslos an dem Ende beginnt, wo der Strom eintritt, also an der Anode. In Form einer mehr oder weniger rasch sich fortpflanzenden, immer jedoch mit dem Auge leicht zu verfolgenden Welle

schreitet die Erschlaffung stets in der Richtung des Stromes vom positiven zum negativen Pole fort Hält man nur so lange geschlossen, bis die „Erschlaffungswelle“ an dem kathodischen Ende des Präparates angelangt ist und öffnet man dann den Strom, so kehrt in der Regel, wenigstens in allen Fällen, wo der Tonus von vornherein stärker entwickelt war, der Ventrikel in seinen ursprünglichen, andauernden Contractionszustand zurück. Nur dann, wenn bereits bei Beginn des Versuches ein wenig ausgeprägter Tonus herrschte oder wenn man zu einer Zeit reizt, wo voraussichtlich die Pulsationen auch spontan bald begonnen haben würden, schliesst sich an eine einmalige kurzdauernde Schliessung des Kettenstromes eine ununterbrochene Reihe regelmässiger, rhythmischer Contractionen an, wobei dieselben entweder unbegrenzt fortdauern oder nach einiger Zeit einer abermaligen tonischen Contraction weichen. In vielen Fällen verharrt der Ventrikel während der Schliessungsdauer des Stromes einige Sekunden lang in diastolisch erschlafftem Zustand, worauf dann erst rhythmisch peristaltische Contractionen beginnen. Oft bemerkt man, dass die anodische Erschlaffung leichter an dem einen als an dem anderen Ende des Präparates eintritt, und in der Regel erscheint die Basis des Ventrikels in dieser Beziehung begünstigt. Es dürfte dies damit zusammenhängen, dass, wie ich schon oben erwähnte, gerade an der Herzspitze der mechanische Reiz der Ligatur oft zu einer localen, stärkeren Contraction Anlass giebt, die, wie sich auch anderweitig zeigen lässt, der Einwirkung der Anode einen viel bedeutenderen Widerstand entgegensetzt, als die durch den Spannungszustand der Wand bedingte, tonische Zusammenziehung.

Legt man die Elektroden einander gegenüber an die Endpunkte der Queraxe des Ventrikels, so beginnt auch dann bei Schliessung des Stromes die Erschlaffung auf Seite der Anode, und es tritt dem entsprechend eine Ausbauchung des Herzens auf dieser Seite ein.

Was die Intensität der Ströme betrifft, bei welcher die geschilderten Erscheinungen hervortreten, so hängt dies wesentlich von der Stärke des bestehenden „Tonus“ ab. Ich habe oft noch deutliche Wirkungen bei Anwendung eines Daniell'schen Elementes mit Einschaltung eines Rheochordwiderstandes von kaum 5 cm Drahtlänge beobachtet, und man kann es im Allgemeinen als Regel gelten lassen, dass unter den erwähnten Versuchsbedingungen die anodische Erschlaffung bei einem Widerstand von 100 cm Drahtlänge selten ausbleibt.

Beschränkt man sich auf die Anwendung der schwächsten, eben wirksamen Ströme, so bleibt die Erschlaffung immer nur auf die nächste Umgebung der Eintrittsstelle beschränkt. Sie tritt dann bei der Schliessung hervor und verschwindet allmählich wieder, auch wenn der Reizstrom geschlossen bleibt. In anderen Fällen verbreitet sie sich je nach der Richtung des Stromes nur über die eine oder andere Hälfte des Ventrikels. Bei Anwendung nicht zu starker Ströme und hoher Reizbarkeit des Präparates ist die Fortpflanzung der anodischen Erschlaffungswelle über den ganzen Ventrikel unabhängig davon, ob der Strom unmittelbar nach Beginn der Wirkung geöffnet wird oder ob derselbe weiterhin geschlossen bleibt. Letzterenfalls dauern jedoch rhythmische Contractionen während der ganzen Schliessungsdauer fort, wobei zu bemerken ist, dass fortdauernd bei jeder neuen Diastole

die Erschlaffung stets an der Anode beginnt und peristaltisch von hier aus fortschreitet. Man kann daher bei blosser Betrachtung eines unter dem Einflusse des constanten Stromes pulsirenden Schneckenherzens sofort mit grösster Sicherheit die Stromesrichtung bestimmen.

Da die systolische Zusammenziehung des Ventrikels viel rascher erfolgt, so lässt sich durch blosse Inspection nicht mit Sicherheit ermitteln, ob sie unter den in Rede stehenden Verhältnissen auch peristaltisch (von der Kathode ausgehend) erfolgt oder nicht.

Wie schon erwähnt, ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anodischen Erschlaffungswelle eine so geringe, dass ihr Fortschreiten sich mit dem Auge stets bequem verfolgen lässt. Im Uebrigen erscheint dieselbe jedoch ausserordentlich wechselnd. Während in dem einen Falle die Welle mehrere Sekunden braucht, um die kurze zur Verfügung stehende Strecke von durchschnittlich 5—7 mm zu durchlaufen, genügen anderenfalls Bruchtheile einer Sekunde. Es hängt dies hauptsächlich wieder von dem Grade des jeweiligen Tonus ab, und man kann sagen, dass je stärker dieser ausgeprägt ist, desto langsamer auch die Erschlaffung sich vom Orte ihrer Entstehung aus verbreitet. Wenn man wiederholt bei unveränderter Stromesrichtung reizt oder den Strom dauernd geschlossen lässt, so bemerkt man leicht, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anodischen Welle mit der Zeit bis zu einem gewissen, übrigens bald erreichten Grenzwerth zunimmt, bei darauffolgender Wendung des Stromes dagegen wieder vermindert erscheint.

Ein analoges Verhalten zeigt im Allgemeinen auch das Stadium der latenten Reizung. Die Erschlaffung an der Anode beginnt, wie man ohne Weiteres erkennt, niemals genau im Momente der Schliessung des Stromes, sondern immer merklich und oft bedeutend verspätet, so dass ein Latenzstadium von einer Sekunde Dauer und mehr keineswegs zu den seltenen Fällen gehört. Oft ist es allerdings viel kürzer, kaum jemals aber so kurz, dass man es nicht noch unmittelbar mit dem Auge wahrnehmen könnte.

Wenn man mit Präparaten experimentirt, welche von vornherein in einem beträchtlichen Grade tonisch contrahirt waren, so scheint die von der Anode ausgehende Erschlaffung die einzige sichtbare Wirkung des Stromes zu sein, eine vorgängige Zunahme der Contraction ist unter solchen Verhältnissen wenigstens nicht merklich. Dass eine solche jedoch unter Umständen der Erschlaffung thatsächlich vorausgeht, lässt sich mit aller Sicherheit in Fällen constatiren, wo Anfangs nur ein mittlerer Grad tonischer Zusammenziehung besteht. Dann sieht man bei Schliessung eines Stromes von genügender Stärke den Ventrikel sich zunächst, wie es scheint, gleichzeitig in allen seinen Theilen, contrahiren, worauf dann erst die peristaltische Erschlaffung von der Anode aus beginnt.

Wenn hier, wie ich auf Grund später mitzutheilender Versuche behaupten darf, die Contraction von der Kathode ausgeht, so lässt sich aus diesem Verhalten jedenfalls der Schluss ziehen, dass das Latenzstadium der kathodischen Schliessungserregung kleiner, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit derselben aber grösser ist, als bei der anodischen Schliessungswirkung. Dagegen scheint die letztere schon bei einer geringeren Stromesintensität wirksam zu werden, als jene, denn ich sah mehrmals bei schwachem Tonus eine (locale) Erschlaffung an

der Anode früher, d. i. bei geringerem Rheochordwiderstand, eintreten, als die erwähnte Schliessungscontraction.

Engelmann zeigte bekanntlich, dass jede kleine Muskelbrücke, welche zwei sonst völlig von einander getrennte Theile des Froschherzventrikels mit einander verbindet, den physiologischen Leitungsvorgang zwischen beiden noch zu vermitteln vermag, indem die vom Vorhof kommende Erregung durch die Brücke hindurch auf den unteren Theil des Ventrikels übertragen wird. Er schliesst hieraus auf eine Leitung des Erregungsprocesses von Zelle zu Zelle ohne Vermittlung nervöser Elemente. In ganz analoger Weise lässt sich nun auch zeigen, dass die anodische Erschlaffungswelle von einer Ventrikelhälfte auf die andere übertragen wird, wenn nur ein kleiner Rest normaler Muskelwand die Verbindung herstellt. Man kann durch vorsichtiges Quetschen des anodisch erschlafften Ventrikels eines möglichst grossen Schneckenherzens von der Seite her mittels einer kleinen, schmalen Pincette sehr leicht den grössten Theil seiner Wand im mittleren Umfange leitungsunfähig machen. Gleichwohl sieht man bei darauffolgender Durchströmung die Erschlaffung sich durch die schmale, leitungsfähige Brücke hindurch, allerdings wesentlich langsamer als unter normalen Verhältnissen, fortpflanzen.

Eine Quetschung, welche sich über den ganzen mittleren Umfang des Ventrikels erstreckt und denselben in zwei erregbare, durch eine schmale, unerregbare Zone getrennte Hälften theilt, bietet übrigens ein Mittel, um die Erscheinungen, welche bei Reizung mit Kettenströmen auftreten, noch genauer zu untersuchen, als dies an dem ganzen, unversehrten Herzen möglich ist. Es bietet der Versuch allerdings einige Schwierigkeiten insofern dar, als wegen der grossen Empfindlichkeit des Präparates für mechanische Reizung die beiden Ventrikelhälften nicht selten ungleich anspruchsfähig sind, indem die eine oder andere stärker contrahirt bleibt oder überhaupt nicht mehr in den erschlafften Zustand zurückkehrt, indessen gelangt man, wenn nur möglichst grosse Thiere zur Verfügung stehen, bei einiger Uebung doch oft genug zum Ziele. Schickt man durch ein derartiges, entsprechend vorbereitetes Präparat einen nicht zu schwachen Kettenstrom hindurch, so sieht man, wie zu erwarten war, stets nur die anodische Hälfte erschlaffen, die kathodische lässt entweder keinerlei Veränderungen erkennen, oder sie contrahirt sich deutlich bei Schliessung des Stromes, wenn ihr Tonus nur wenig ausgeprägt war. Bei Oeffnung des Kreises kehrt sich günstigen Falles dieses Verhalten geradezu um: jetzt erschlafft der kathodische Ventrikelabschnitt, während der anodische sich zusammenzieht. Es ist hier zu bemerken, dass allerdings jede Ventrikelhälfte ihre physiologische Anode und Kathode besitzt. Der Grund, weshalb dem ungeachtet nur einseitige Wirkungen beobachtet werden, kann lediglich darin gesucht werden, dass an der Quetschungsstelle einerseits die Stromdichte eine geringere ist (wegen des grösseren Querschnittes), während andererseits wohl auch die durch den mechanischen Eingriff bedingte Schädigung der Muskelsubstanz in gleichem Sinne wirkt.

Besonders bemerkenswerth ist bei dieser Versuchsweise die Erschlaffung, welche an Stelle der wirksamen Kathode unmittelbar nach Oeffnung des Stromes erfolgt, indem sie sich in keiner Weise von der

anodischen Schliessungserschlaffung unterscheidet und, wie die noch mitzutheilenden Thatsachen zeigen werden, auch wahrscheinlich als ein gleichwerthiger Vorgang aufzufassen sein dürfte.

Die zeitliche Reihenfolge der Erscheinungen ist immer die, dass bei der Schliessung zunächst die kathodische Hälfte sich contrahirt, worauf erst die anodische erschlafft. Ebenso folgt bei der Oeffnung der anodischen Oeffnungserregung, die sich durch eine rasche, stärkere Zusammenziehung des betreffenden Ventrikelabschnittes verräth, die kathodische Oeffnungswirkung, die ganz wie die anodische Schliessungswirkung zu einer Erschlaffung vorher contrahirter Theile führt. Es stimmen demnach hinsichtlich des Erfolges die kathodische Schliessungs- und die anodische Oeffnungserregung einerseits und die anodische Schliessungs- und kathodische Oeffnungswirkung andererseits mit einander überein.

Es ist für die Deutung der kathodischen Oeffnungserschlaffung wichtig, dass dieselbe mit voller Deutlichkeit nur an frischen, gut erregbaren Präparaten und auch dann nur bei wenigen, auf einander folgenden Schliessungen, beziehungsweise Oeffnungen beobachtet wird. Je länger man den Strom geschlossen lässt oder je öfter man die Reizungen bei gleicher Richtung und Stärke des Stromes wiederholt, desto schwächer und undeutlicher wird die Erscheinung, die schliesslich durch kein Mittel wieder hervorzurufen ist.

In besonders überzeugender Weise habe ich dies in einigen Fällen beobachten können, wo in Folge doppelter Unterbindung der Herzspitze und dadurch bewirkter, sehr starker Contraction der Umgebung bei der darauf folgenden Durchströmung immer nur einseitige Wirkungen auftraten. Der volle absteigend gerichtete Strom eines Daniell'schen Elementes bewirkte hier bei der Schliessung an dem im Uebrigen ganz unversehrten Ventrikel an der Basis eine starke (anodische) Erschlaffung, die sich nur über einen kleinen Theil desselben verbreitete. Die Schliessung des aufsteigend gerichteten Stromes blieb wirkungslos oder hatte höchstens eine schwache Contraction des vorher erschlafften oberen Abschnittes zur Folge, dagegen trat jetzt nach etwa vier Sekunden langer Schliessungsdauer die kathodische Oeffnungserschlaffung an der Basis mit grösster Deutlichkeit hervor, jedoch immer nur in wenigen, unmittelbar auf einander folgenden Versuchen. Auf das Vorhandensein dieser Erscheinung einmal aufmerksam geworden, ist es mir in der Folge wiederholt gelungen, dieselbe auch an ganz normalen Herzen unmittelbar nach dem Einbinden der Canüle und nach Entwicklung der tonischen Contraction zu beobachten. Zwei Bedingungen sind hier wesentlich: Erstens muss das Präparat frisch und möglichst erregbar sein, und zweitens darf man sich nicht zu schwacher Ströme bedienen und dieselben nicht zu kurz geschlossen lassen. Im Allgemeinen fand ich den vollen Strom eines Daniell'schen Elementes bei 2—3 Sekunden Schliessungsdauer genügend. Nachdem die erste anodische Erschlaffungswelle abgelaufen ist, zieht sich der Ventrikel systolisch zusammen, es beginnt neuerdings eine peristaltische Diastole u. s. w. Wenn man kurz nach Beginn der zweiten oder dritten Systole den Strom öffnet, so sieht man häufig eine an der Kathodenseite beginnende diastolische Welle über den ganzen Ventrikel ablaufen, also in einer der früheren gerade entgegengesetzten Rich-

tung. Bisweilen lässt sich dieselbe Erscheinung auch noch bei der zweiten und selbst dritten, der Oeffnung des Stromes folgenden Diastole wahrnehmen, worauf jedoch, wenn die Pulsationen überhaupt fortdauern, an Stelle der peristaltischen Erschlaffung normale, wie es scheint an allen Punkten des Ventrikels gleichzeitig beginnende Diastolen folgen. Aus der eben angeführten Thatsache scheint hervorzugehen, dass die kathodische Oeffnungserschlaffung sich ganz ebenso wie die anodische Schliessungserschlaffung vom Orte ihrer ersten Entstehung durch Leitung von Zelle zu Zelle fortzupflanzen vermag, wodurch bei gleichzeitiger Berücksichtigung des Umstandes, dass die erstere Erscheinung überhaupt nur unter den allergünstigsten Verhältnissen deutlich hervortritt, die naheliegende Auffassung derselben als einer durch die kathodische Dauererregung bedingten Ermüdungserscheinung ausgeschlossen erscheint. Es spricht vielmehr Alles dafür, dass man es hier mit einer eigenthümlichen, der anodischen Schliessungswirkung gleichwerthigen, activen Reaction des tonisch contrahirten Herzmuskels zu thun hat.

Die mitgetheilten Thatsachen betreffend die Wirkungen des elektrischen Stromes auf den Herzmuskel von wirbellosen und Wirbelthieren sind nun nicht minder geeignet, die Aufmerksamkeit zu fesseln, wie die früher geschilderten Reizerfolge an glatten Muskeln, indem unsere Kenntnisse über die Wirkungsweise des elektrischen Stromes durch dieselben wesentlich erweitert werden. Es zeigt sich vor Allem, dass die kathodische Schliessungs- und anodische Oeffnungserregung keineswegs die einzigen sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Reizung darstellen, sondern dass während eines bestehenden Erregungszustandes unter Umständen auch antagonistische Hemmungswirkungen auftreten, die sich demgemäss als Erschlaffung vorher contrahirter Theile zeigen. Da in der grossen Mehrzahl der Fälle, wo es sich um elektrische Reizung contractiler Gebilde handelt, dieselben sich zur Zeit der Reizung im Zustande relativer Ruhe befinden, so ist es leicht erklärlich, dass fast sämmtliche Untersuchungen sich nur auf jene Thätigkeitsäusserungen beziehen, welche man gewöhnlich allein als Reizerscheinungen zu bezeichnen pflegt. Nun zeigt aber die Untersuchung geeigneter Objecte, dass der elektrische Strom, der bei directer Einwirkung den erschlafften „ruhenden" Muskel in gesetzmässiger Weise zur Contraction anregt, eine schon bestehende Erregung in nicht minder gesetzmässiger Weise zu hemmen und eine active Erschlaffung des contrahirten Muskels herbeizuführen vermag. Es lässt sich ferner nachweisen, dass diese „Hemmungswirkungen" des Stromes ganz ebenso wie die erregenden Processe reine „Polwirkungen" darstellen, und wie man von diesen zwei hinsichtlich des Ortes und der Zeit der Auslösung verschiedene, wenn auch im Uebrigen gleichwerthige „Erregungen" als Schliessungs- und Oeffnungserregung unterscheidet, so erscheint es gerechtfertigt, in den besprochenen Fällen auch von zwei in gleicher Weise verschiedenen „Hemmungen", einer Schliessungs- und Oeffnungshemmung, oder richtiger einer anodischen und kathodischen Hemmung zu sprechen, da jene an der Eintrittsstelle, diese dagegen an der Austrittsstelle des Stromes entsteht. Bei der sonstigen weitgehenden Uebereinstimmung der physiologischen Eigenschaften der Herz- und Skeletmuskelfasern war von vornherein zu erwarten, dass

unter günstigen Umständen polare Hemmungserscheinungen auch an den letzteren hervortreten würden.

Es ist ohne Weiteres klar, dass man, um diese Frage zu entscheiden, einen geeigneten Muskel zunächst in einen dauernden Erregungszustand versetzen muss, jenem vergleichbar, in welchem sich der Herzmuskel während einer systolischen Zusammenziehung, oder während jenes eigenthümlichen, am Schneckenherzen so auffallenden „Tonus“ befindet. Am besten kommt man zum Ziele, wenn man sich der Wirkung des Veratrins bedient, welches, wie früher besprochen wurde, die Muskelsubstanz in der Weise verändert, dass es nach einem kurzen Reizanstoss nicht, wie unter normalen Verhältnissen, zu einer rasch verlaufenden Zuckung, sondern zu einer lang, oft mehrere Sekunden in gleicher Stärke anhaltenden, tonischen Zusammenziehung kommt, während deren Dauer man bequem die Folgen einer elektrischen Durchströmung untersuchen kann (36). Ich fand es am zweckmässigsten, 6—7 Tropfen einer 1 % Lösung von Veratrinacetat in den Rückenlymphsack eines Frosches zu bringen und diesen nach etwa 10 Minuten zu tödten. Der charakteristische Verlauf der Contraction eines der Art vergifteten Muskels (Sartorius) wurde schon früher besprochen. Hier soll nur des Erfolges gedacht werden, welchen man beobachtet, wenn der in bekannter Weise in der Mitte fixirte, im Hering'schen Doppelmyographen eingespannte und durch einen einmaligen Inductionsschlag gereizte Muskel, nachdem das Maximum der Contraction erreicht ist, von einem am besten aufsteigend gerichteten Kettenstrom durchflossen wird. Man sieht dann im Momente der Schliessung die anodische Muskelhälfte sich sofort beträchtlich verlängern, die derselben entsprechende Curve daher plötzlich steil absinken, während in der Regel gleichzeitig die kathodische Hälfte sich noch etwas mehr verkürzt oder aber keinerlei Längenänderungen erkennen lässt. Oeffnet man hierauf den Strom nach kurzer Schliessungsdauer, so zeigen sich günstigen Falls gerade entgegengesetzte Gestaltveränderungen beider Muskelhälften. Die anodische verkürzt sich nun in oft nicht unerheblichem Grade, welche Contraction offenbar als Ausdruck der Oeffnungserregung gedeutet werden muss, während zugleich die der Kathode entsprechende Hälfte deutlich stärker erschlafft, als es ohne Hinzukommen der Reizung voraussichtlich der Fall gewesen sein würde. Bei rascher Wiederholung der Reizungen mit gleichgerichtetem Strome treten, wenngleich in abnehmendem Maasse, dieselben Erscheinungen wie zu Anfang des

Fig. 93. Sartorius in der Mitte fixirt (Doppelmyograph). Veratrindauercontraction. Bei *s* Schliessung, bei *o* Oeffnung eines Kettenstromes. Erschlaffung der anodischen (*A*), Contraction der kathodischen Muskelhälfte (*K*).

Versuches hervor, so lange sich überhaupt der Muskel noch in beträchtlichem Grade verkürzt zeigt (Fig. 93). Es ergiebt sich hieraus, dass es sich hier im Wesentlichen um locale, auf die nächste Umgebung der physiologischen Anode bezw. Kathode beschränkte Veränderungen des Muskels handelt, die sich nicht wie beim Herzmuskel über grössere Strecken desselben zu verbreiten scheinen. Man darf wohl in den beschriebenen Gestaltveränderungen des durch Veratrin künstlich in einen „tonusähnlichen" Zustand versetzten Sartorius ein vollkommenes Analogon zu den oben erörterten Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des systolisch contrahirten Herzmuskels erblicken. Hier wie dort lassen sich neben den gewöhnlichen polaren Erregungserscheinungen, die allerdings minder deutlich als während des Ruhezustandes hervortreten und unter Umständen gar nicht zum Ausdruck kommen, auch polare Hemmungsvorgänge direct nachweisen, die sich durch Aufhebung, bezw. Verminderung eines schon bestehenden Erregungszustandes und eine dadurch bedingte, zunächst locale Erschlaffung des Muskels äussern. Als eine hierher gehörige Erscheinung ist sicher auch die seit lange bekannte Verlängerung eines in Oeffnungsdauercontraction befindlichen Muskels bei Schliessung des gleichgerichteten Stromes zu betrachten, die sich nur insoweit unterscheidet, als es sich dabei um Hemmung eines durch die Nachwirkung der vorhergehenden Durchströmung an der physiologischen Anode erzeugten Erregungszustandes handelt. Da sich wenigstens andeutungsweise auch eine kathodische Oeffnungshemmung am Veratrinmuskel constatiren lässt, indem die betreffende Curve plötzlich steiler absinkt, so scheint die Annahme zweier, den polaren Erregungsprocessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, die sich am quergestreiften Stammesmuskel für gewöhnlich nur nicht sichtbar zu äussern vermögen, bei vielen glatten Muskeln, sowie am Herzmuskel während der systolischen Zusammenziehung aber immer leicht nachweisbar sind, durchaus gerechtfertigt.

Es bleiben jetzt nur noch einige Erscheinungen zu erörtern, welche unter gewissen Umständen bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln während der Schliessung hervortreten und offenbar den bei so vielen glattmuskeligen Theilen in der Umgebung der Anode auftretenden Erregungserscheinungen analog sind. Wie hier handelt es sich dabei wohl lediglich um das Wirksamwerden secundär kathodischer Stellen. Es wurde schon früher bemerkt, dass sich bei Längsdurchströmung des (in der Mitte fixirten) Sartorius, namentlich bei Anwendung starker aufsteigender Ströme, eine oft sehr starke Schliessungsdauercontraction auch an der anodischen Hälfte des Präparates bemerkbar macht, die durchaus nicht auf ein Uebergreifen der kathodischen Schliessungsdauercontraction bezogen werden kann. Am überzeugendsten lässt sich dies nach einseitiger Verletzung (Abtödtung) des Kathodenendes zeigen. Selbst sehr starke, admortal (d. h. zur Demarcationsfläche hin) gerichtete Ströme bewirken dann, obschon der Muskel bei Schliessung des Kreises kräftig zuckt, keine Spur von Dauerverkürzung an der Demarcationsgrenze; dagegen macht sich regelmässig am anodischen Muskelende eine Dauercontraction bemerkbar, die um so stärker hervortritt, je stärker der Strom ist. Wenn diese Thatsache schon bei Betrachtung mit blossem Auge oder mit

der Lupe unzweifelhaft hervortritt, so lassen sich doch manche Details mittels der graphischen Methode noch besser erkennen. Reizt man einen im Doppelmyographen eingespannten, am Beckenende abgetödteten und in der Mitte geklemmten Sartorius mit Strömen von zunehmender Stärke (4—8 Daniell mit Rheochord), so zeigt sich Anfangs nur jenes hinreichend bekannte Verhalten einseitig verletzter Muskeln, welches oben schon beschrieben wurde. Bei absteigender Durchströmung erfolgt eine kräftige und an beiden Muskelhälften etwa in gleicher Weise sich ausprägende Schliessungszuckung mit darauf folgender Dauercontraction, welche ausschliesslich an der Kathodenhälfte zur Geltung kommt. Die Schliessung des aufsteigenden Stromes bleibt zunächst ganz wirkungslos, und es ist dies auch noch bei einer Stromstärke der Fall, bei welcher voraussichtlich am unversehrten Muskel unter sonst gleichen Bedingungen maximale Schliessungszuckungen ausgelöst worden wären. Jenseits einer gewissen Intensitätsgrenze beginnt jedoch auch der aufsteigende (admortale) Strom bei der Schliessung wieder erregend zu wirken, oft, ehe noch bei gleicher Stromesrichtung eine wirksame Oeffnungserregung hervortritt, für deren Auslösung die Bedingungen günstig sind, da der Strom mit grösster Dichte am unteren schmalen Muskelende austritt.

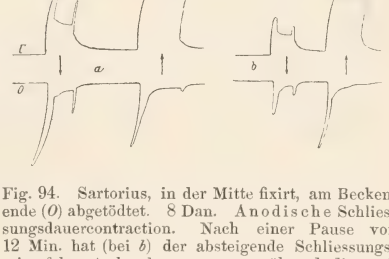


Fig. 94. Sartorius, in der Mitte fixirt, am Beckenende (*O*) abgetödtet. 8 Dan. Anodische Schliessungsdauercontraction. Nach einer Pause von 12 Min. hat (bei *b*) der absteigende Schliessungsreizerfolg stark abgenommen, während die aufsteigende Reizung gleich stark wirkt.

Die Schliessungserregung äussert sich dann immer zunächst als eine auf Seite der Anode stärker entwickelte Zuckung ohne erhebliche Dauercontraction. Bei weiterer Verstärkung des Stromes tritt aber auch die letztere bald hervor, und zwar ausschliesslich an der Anodenhälfte des Muskels; die kathodische Hälfte erschlafft nach Ablauf der Schliessungszuckung vollkommen (Fig. 94).

Diese letztere übertrifft bei einer gewissen Stromstärke an Höhe fast immer die Zuckung bei Schliessung des absteigenden („abmortalen") Stromes. Mit wachsender Stromesintensität nimmt auch die anodische Schliessungsdauercontraction am unteren Muskelende rasch an Grösse zu und übertrifft nun ihrerseits ebenfalls bald die kathodische Schliessungsdauercontraction bei absteigender Stromesrichtung an Grösse und Ausdehnung (Fig. 94).

Abgesehen hiervon ist besonders nach mehrmaliger Wiederholung der Reizung auch das allmähliche Anschwellen der anodischen Schliessungsdauercontraction bemerkenswerth. Dass auch die Zuckung eines einseitig abgetödteten, parallelfaserigen Muskels bei Schliessung eines hinreichend starken, admortal gerichteten Stromes innerhalb der anodischen Muskelhälfte ausgelöst wird und sich von da aus weiterverbreitet, dürfte kaum zu bezweifeln sein und liesse sich leicht durch zeitmessende Versuche entscheiden. Dafür spricht unter Anderem

auch schon der Umstand, dass unter diesen Verhältnissen die Zuckungscurve der anodischen Hälfte jene der kathodischen fast immer an Grösse erheblich übertrifft, während in allen Fällen, wo die Erregung von der Kathode allein ausgeht, auch die entsprechende Muskelhälfte sich stärker contrahirt.

Directe Betrachtung des anodischen Muskelendes, am besten bei Lupenvergrösserung nach vorhergehender Querbänderung mit Tusche, zeigt nun, dass die bei Schliessung stärkerer Ströme auftretende anodische Dauercontraction ganz im Gegensatz zu der streng begrenzten kathodischen Schliessungsdauercontraction sich über ein ziemlich grosses Gebiet erstreckt, niemals aber wie dort zu einer Wulstung der äussersten Faserenden führt, welche letztere vielmehr deutlich gedehnt werden, also jedenfalls unerregt bleiben. Man sieht die zwei oder drei äussersten Tuschebänder, sowie ihre ungefärbten Zwischenräume sich nicht merklich verschmälern oder zusammenrücken (was am Kathodenende so charakteristisch ist), wogegen die weiter nach der Mitte hin folgenden unter Verschmälerung zusammenrücken und sich nach der Anode hin convex krümmen. Dabei entsteht ein Contractionswulst, der eigentlich in der Continuität des Muskels, aber sehr nahe dem anodischen Ende, beginnt und sich nach der Mitte hin allmählich verliert. Wird die eine Elektrode (Kathode) an einen der beiden Knochenstümpfe des Sartorius angelegt, während die Anode mit möglichst feiner Spitze irgend einen Punkt der Oberfläche des mässig gespannten Muskels berührt, so zeigt sich schon bei schwachen Strömen (2—3 Daniell) sehr deutlich, dass an der Eintrittsstelle selbst keine Spur von Contraction erfolgt, und hat man mit Tusche Querlinien gezogen, so ist leicht zu erkennen, dass an gleicher Stelle sogar eine nicht unbeträchtliche Dehnung der Fasern bewirkt wird, die sich sehr deutlich durch eine entsprechende Verbreiterung des mit der Elektrodenspitze berührten Querbandes, sowie der nächst angrenzenden Fasersegmente verräth. Diese passive Dehnung an der Eintrittsstelle des Stromes wird bewirkt durch eine mehr oder minder starke Contraction, welche beiderseits von der Anode sofort bei der Schliessung entsteht und während der Schliessungsdauer bestehen bleibt. Diese Versuchsanordnung gestattet auch, die locale anodische Hemmung (Erschlaffung) am veratrinisirten Muskel noch leichter und deutlicher zu beobachten, als es mittels der oben beschriebenen graphischen Methode möglich ist. Man braucht dann nur zweimal hinter einander den Stromkreis bei unveränderter Lage der Elektroden zu schliessen, das eine Mal kurz zur Auslösung der anhaltenden Contraction des veratrinisirten Sartorius und hierauf länger, um die locale Erschlaffung an der Anode zu beobachten.

Reizt man einen noch in situ befindlichen normalen Muskel monopolar, so tritt schon bei den schwächsten Strömen der Unterschied zwischen kathodischen und anodischen Reizerfolgen auf das schärfste hervor. Während bei punktförmiger Berührung der Muskeloberfläche mit der Kathode, nach Ablauf der Schliessungszuckung, nur an der Berührungsstelle selbst eine ganz locale Dauercontraction entsteht, die übrige Fläche aber vollkommen glatt bleibt, bildet sich bei anodischer Reizung in Folge der zu beiden Seiten der Eintrittsstelle des Stromes auftretenden Dauererregung der betreffenden Faserbündel an der Oberfläche des Muskels eine vertiefte, bleibende Längsfurche, während die berührte Stelle selbst und

deren nächste Umgebung unerregt ist und daher mehr oder weniger gedehnt wird, wodurch eine flache, dellenförmige Einziehung entsteht. Sehr deutlich tritt bei dieser Art der Reizung die Oeffnungserregung in Gestalt eines kleinen Wulstes hervor, der sich sofort nach Oeffnung des Kreises an der Eintrittsstelle des Stromes erhebt und längere Zeit sichtbar bleibt. Die Aehnlichkeit, welche zwischen den geschilderten Befunden an quergestreiften Stammesmuskeln und den früher besprochenen Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung glattmuskeliger Theile besteht, ist wohl kaum zu verkennen, so dass die Annahme einer principiellen Uebereinstimmung in dem Verhalten beider Muskelarten, sowie des Herzmuskels gegenüber dem elektrischen Strome kaum ernstlichem Widerspruch begegnen dürfte. Es gilt dies ebensowohl hinsichtlich der polaren Erregungserscheinungen wie bezüglich der ebenfalls polaren Hemmungswirkungen. Erwägt man, dass die Erregungserscheinungen in der Umgebung der Anode bei Anwendung schwacher Ströme nur dann auftreten, wenn „monopolar" gereizt wird, dass dieselben, wie mich neuere Versuche lehrten, ganz fehlen, wenn der Muskel (Sartorius) in Flüssigkeit versenkt, der Länge nach durchströmt wird und erst bei hoher Stromesintensität und ganz vorwiegend bei aufsteigender Richtung hervortreten, wenn das Präparat im Hering'schen Doppelmyographen eingespannt wird, so dürfte es kaum einem Zweifel unterworfen sein, dass es sich auch hier nur um Erregungswirkungen an secundär kathodischen Stellen handelt, deren Entstehung bei monopolarer Reizung ohne Weiteres zuzugeben ist, die aber auch insbesondere am Knieende des Sartorius bei Durchströmung von den Knochenstümpfen aus vorhanden sein müssen. Dies lässt sich schon aus der eigenthümlich abgestuften Endigung der Fasern an dem betreffenden Ende folgern, wodurch vielfach Gelegenheit zum Austritt von Stromfäden in benachbarte Fasern in der Continuität des Muskels gegeben ist.

Obschon daher die betreffenden Erregungserscheinungen kein eigentlich physiologisches Interesse darbieten, so verdienen sie doch eingehend Berücksichtigung, einmal in Hinblick auf die so auffallenden, der gleichen Ursache zuzuschreibenden, polaren Reizerfolge an verschiedenen glattmuskeligen Theilen, die leicht zu der irrthümlichen Auffassung einer Umkehr des Pflüger'schen Erregungsgesetzes führen können. Andererseits dürfte hier aber auch der Schlüssel zum Verständniss einer Reihe von älteren Erfahrungen an quergestreiften Muskeln gegeben sein. Schon aus der älteren Literatur liegen, wiewohl nur sehr vereinzelt, Angaben vor, welche darauf hinzudeuten schienen, dass quergestreifte Muskeln, wenn auch nicht immer, so doch unter gewissen Umständen bei elektrischer Reizung ein von dem normalen abweichendes Verhalten erkennen lassen, indem angeblich bei Schliessung des Stromes auch auf Seite der Anode Erregung entsteht. Hierher gehören vor Allem Beobachtungen von Aeby (20) aus dem Jahre 1867, die ihn im Gegensatze zu Bezold und Engelmann zu der Annahme einer bipolaren, jedoch ungleich starken Erregung des Muskels durch den Kettenstrom führten. Ausserdem glaubt sich Aeby überzeugt zu haben, dass unter gewissen Bedingungen, insbesondere bei vorgeschrittener Ermüdung der Präparate, das normale Verhalten, wobei die erregende Wirkung der Kathode jene der Anode immer bedeutend überwiegt, sich geradezu umkehrt. Die Versuche Aeby's sind jedoch keineswegs einwandfrei, worauf so-

wohl Engelmann wie auch später Hering (1) hingewiesen haben. Es gilt dies insbesondere von einem Versuche, bei welchem die beiden Schenkel eines Frosches, die noch durch das Becken vereint und mittels desselben aufgehängt waren, durchströmt wurden, indem die beiden als Elektroden dienenden Drähte mit den unteren Enden der beiden Schenkel verbunden wurden. Die Knochen der Oberschenkel waren vorher herausgelöst worden, und es verkürzte sich nun bei der Reizung der absteigend durchströmte Schenkel stärker als der aufsteigend durchflossene, woraus Aeby auf ein Ueberwiegen der Wirkungen des negativen Poles schliesst. Es ist dabei einerseits der von Engelmann und Hering betonte Unterschied zwischen physikalischen und physiologischen Elektrodenstellen, andererseits aber auch der Unterschied der Stromdichte am Knie und Beckenende jedes der beiden Schenkel nicht berücksichtigt. Immerhin bleibt aber doch die auch in diesem Falle beobachtete Umkehr der Wirkungen nach längerer Versuchsdauer bemerkenswerth. Aeby zieht daraus den Schluss, dass der ermüdete absterbende Muskel andere Eigenschaften besitzt, als der frische; „ihn regt nicht mehr der negative, sondern der positive Pol zur höheren Thätigkeit an". Engelmann kam später auch zu der Anschauung, dass eine solche völlige Umkehr der Erscheinung (d. h. des polaren Erregungsgesetzes) vorkommen könnte. So lange dies jedoch nicht durch ganz unzweideutige Versuche sicher gestellt erscheint, wird man allen derartigen Angaben gegenüber im äussersten Maasse skeptisch sein müssen.

Aeby stellte auch Versuche an, wobei ein einzelner Muskel (Sartorius, Adductor magnus) in der Mitte durch eine Klemme der Art fixirt wurde, dass beide Hälften frei beweglich blieben. Bei wechselnder Richtung der Durchströmung wurde nur die Zuckung der einen (unteren) Hälfte graphisch verzeichnet. „Bei der Schliessungszuckung entwickelte im frischen Muskel der negative Pol ausnahmslos eine viel grössere Energie als der positive"; bei sehr schwachen Strömen zuckte überhaupt nur die kathodische Hälfte. Die Oeffnungszuckung verhielt sich umgekehrt wie die Schliessungszuckung. Engelmann ist geneigt, dies Resultat auf Störungen des Leitungsvermögens an der geklemmten Stelle zu beziehen, wodurch bewirkt wurde, dass z. B. bei der Schliessung die von der Kathode ausgehende Erregung sich nicht ungeschwächt auf die anodische Hälfte fortpflanzen konnte. Doch scheint auch hier wieder die Behauptung Aeby's beachtenswerth, „dass die negative Zuckung durch Ermüdung weit mehr leidet, als die positive", und dass bei starker Ermüdung das für den frischen Muskel geltende Verhalten sich umkehren könne. Die oben erwähnten Beobachtungen am geklemmten Satorius könnte man leicht geneigt sein als eine weitere Bestätigung der Angaben von Aeby anzusehen (vergl. Fig. 94); doch treten die betreffenden Erscheinungen in charakteristisch ausgeprägter Weise nur bei Anwendung so starker Ströme hervor, dass das Wirksamwerden secundär kathodischer resp. anodischer Stellen dabei nicht ausgeschlossen werden kann und wohl auch bei den Versuchen Aeby's eine Rolle gespielt hat.

Es dürfen schliesslich auch die viel besprochenen, bisher aber fast nur von Pathologen untersuchten Veränderungen nicht unerwähnt bleiben, welche im Gefolge peripherer Lähmungen quergestreifter (Warmblüter-) Muskeln in Bezug auf die elektrische Reaction derselben eintreten. Dieselben machen sich, wie früher schon erwähnt

wurde, theils durch quantitative Veränderungen der Erregbarkeit für inducirte und constante Ströme geltend, theils aber, wie angegeben wird, auch durch eine qualitative Aenderung der polaren Reizerfolge, und zwar ganz im Sinne der oben erwähnten Befunde Aeby's an ermüdeten Muskeln. Während unter normalen Verhältnissen bei directer monopolarer Reizung eines Muskels mit einem Kettenstrom der kathodische Reizerfolg (die sogenannte „Kathodenschliessungszuckung") stets beträchtlich überwiegt, soll sich dies Verhältniss an gelähmten Muskeln in einem gewissen Stadium der Degeneration umkehren („Entartungsreaction"). Um ein abschliessendes Urtheil zu gewinnen, sind hier wie bei ermüdeten Muskeln weitere Untersuchungen nach einwandfreien Methoden dringend erforderlich; denn die Bedingungen, unter welchen die betreffenden Versuche an Menschen allein angestellt werden können oder an Thieren angestellt worden sind, entsprechen in keiner Weise den Anforderungen exacter physiologischer Methodik. Auf der anderen Seite stehen zudem so zahlreiche, durch einwandfreie Versuche an verschiedenen Muskeln und Nerven gewonnene Resultate der Annahme einer Umkehr der Polwirkungen entgegen, dass die Behauptung irgend eines Ausnahmefalles von vornherein einem gewissen Misstrauen begegnen musste und nur dann auf Anerkennung rechnen kann, wenn die Bedingungen der Versuche und alle begleitenden Nebenumstände möglichst einfache und übersichtliche sind.

Zu den unter dem Einfluss des elektrischen Stromes am (quergestreiften) Muskel hervortretenden sichtbaren Erregungserscheinungen muss auch das sogenannte Porret'sche Phänomen oder galvanische Wogen des Muskels gezählt werden. Im Jahre 1860 beschrieb Kühne (37) zuerst die merkwürdige Erscheinung, dass ein von einem starken Strom durchflossener, parallelfaseriger Muskel in eine eigenthümlich wogende oder fliessende Bewegung geräth, welche im Sinn des positiven Stromes abläuft und auf die intrapolare Strecke beschränkt bleibt. Nur vermuthungsweise deutete Kühne auf einen möglichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit dem Reuss-Porret'schen Phänomen der Elektrotransfusion hin, betonte aber andererseits auch ausdrücklich die „tiefe innere Beziehung zu dem, was wir Zuckung auf elektrischen Reiz nennen". Auch Du Bois Reymond (38) fasste das Wogen als eine Erregungserscheinung auf, als den Ausdruck local beschränkter Contractionen, welche von der Anode zur Kathode laufen. In der That erinnert die ganze Erscheinung ganz ausserordentlich an jenes zarte Wogen und Rieseln, welches man im Sartorius des Frosches unter gewissen Umständen auch bei mechanischer Reizung beobachtet, und wodurch ohne Weiteres bewiesen ist, dass „das Wogen eine Bewegungsform des Muskels ist, welche ohne alle Durchströmung eintreten kann". Man sieht zweifellos Contractionswellen ablaufen, deren Höhe sehr verschieden sein kann; „bald sind sie ungemein dick, bald so fein, dass sie mit blossem Auge eben noch als ein zartes Rieseln erkennbar sind; bald verlaufen sie in den einzelnen Bündeln sehr unabhängig von einander, so dass man neben einander viele Wülste in verschiedener Lage ablaufen sieht, bald erstreckt sich ein mehr einheitlicher Wulst über einen grösseren Theil der Muskelbreite" (Hermann 39, p. 603). Die Geschwindigkeit des Wogens ist sehr wechselnd, im Uebrigen aber stets gering. Hermann (l. c.) schätzt sie bei frischen, lebhaft wogenden Präparaten

auf 4—5 mm in der Sekunde. Es wurde schon erwähnt, dass ziemlich starke Ströme erforderlich sind, um die Erscheinung deutlich hervortreten zu lassen. Für die Auffassung des Wogens als einer Erregungserscheinung ist es wesentlich, dass dasselbe ganz ausschliesslich dem quergestreiften lebenden Muskel eigenthümlich ist, bei anderen feuchten Geweben aber niemals vorkommt*); es lässt sich ferner, wie Hermann (l. c.) gezeigt hat, auch ein Einfluss der Ermüdung und Erholung des Muskels nachweisen, indem die Energie und Geschwindigkeit des Wogens allmählich abnimmt, um nach einer längeren Ruhepause wieder zu wachsen. Vor Allem aber ist zu beachten, dass, wie es für die Muskelerregung überhaupt gilt, die jeweils herrschende Temperatur auch das galvanische Wogen in auffallendster Weise beeinflusst. Wenn Hermann (l. c.) frische Muskeln (Sartorien) in erwärmtem Oel durchströmte, so trat die Erscheinung in einer überraschenden Schönheit hervor, „von der man nach den gewöhnlichen Versuchen keine Vorstellung hatte." Sowohl die Ausbreitung wie die Wellenhöhe und Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Wogens werden bei höherer Temperatur ausserordentlich verstärkt; dagegen beseitigt schon mässige Abkühlung des Muskels dasselbe vollkommen. Sehr auffallend ist ferner der Einfluss der Spannung des Muskels. Stets zeigt sich, dass das Wogen bei einem gewöhnlichen mittleren Spannungsgrade am lebhaftesten ist und sowohl bei zu starker Spannung wie bei völliger Entspannung aufhört, sichtbar zu sein. Wenn man sich erinnert, welche Bedeutung der jeweilige Spannungsgrad auf die Erregung des Muskels, sowie auf den gesammten Stoffumsatz besitzt, so kann auch das erwähnte Verhalten kaum befremden.

Es wurde schon bemerkt, dass das Wogen stets von der Anode nach der Kathode hin gerichtet ist, doch bildet die Anode selbst keineswegs den Ausgangspunkt der Contractionswellen. Bedient man sich zur Reizung eines Stromes von solcher Intensität, dass das Wogen eben deutlich hervortritt, so erscheint dasselbe in der Regel in derjenigen Muskelstrecke am deutlichsten und stärksten entwickelt, welche während der Schliessung in dauernder Contraction verharrt. Es kommt dann sehr häufig vor, dass sowohl die äussersten Faserenden auf Seite der Anode, wie auch die ganze kathodische Muskelhälfte keine Spur des Wogens erkennen lassen, während der grösste Theil der anodischen Hälfte in lebhaftestem Wogen begriffen erscheint. Unter allen Umständen aber beginnt dasselbe in nächster Nähe des anodischen Muskelendes und verbreitet sich von hier aus erst bei sehr viel stärkeren Strömen über den ganzen Muskel. Es weist dies auf eine sehr nahe Beziehung zwischen der oben erwähnten anodischen Schliessungsdauercontraction und dem „galvanischen Wogen" hin, und man wird kaum fehl gehen, beide Erscheinungen nur als zwei verschiedene Symptome einer und derselben Veränderung des Muskels zu betrachten. In dieser Beziehung erscheint es sehr beachtenswerth, dass Hermann (l. c. p. 602) bisweilen den Eindruck gewann, als ob

*) Bei Anwendung starker Ströme sah Neumann (12) bisweilen am Herzmuskel (vom Frosch) ein Phänomen, welches dem galvanischen Wogen analog erschien, indem peristaltische Wellen während der Schliessungsdauer in der Richtung des Stromes abliefen, deren Aufeinanderfolge oft so regelmässig ist, „dass das Herz schwache zierliche Pulsationen aufzuzeichnen scheint".

nach Oeffnung des Stromkreises „ein ganz kurzes wirkliches Rieseln oder Wogen nach der Anode hin, also dem eigentlichen Phänomen entgegengesetzt", stattfände. Abtödtung oder chemische Veränderung der Muskelenden hat auf das galvanische Wogen ebensowenig Einfluss, wie auf die anodische Schliessungsdauercontraction. Giebt man die Berechtigung zu, diese letztere als eine Erregungserscheinung aufzufassen, welche auf dem Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen in der Continuität des durchströmten Muskels beruht, so wird man auch das galvanische Wogen kaum anders deuten können. Mit Rücksicht auf alle mitgetheilten Erfahrungen darf man die insbesondere von Jendrássik (40) und Regeczy (41) vertretene Ansicht, der zu Folge als Hauptursache des galvanischen Wogens jene Form- und Lageveränderungen anzusehen wären, „welche die Blut und Lymphe enthaltenden Canalräume eines ganzen Muskels oder einer aus mehreren Bündeln bestehenden Partie desselben in Folge der durch den Kettenstrom in ihnen bewirkten endosmotischen Ueberführung flüssiger Bestandtheile erleiden", als genügend widerlegt ansehen, zumal an der activen Betheiligung der lebenden und erregbaren Muskelfasern seit Hermann's Untersuchungen absolut nicht mehr zu zweifeln ist. Dagegen lässt sich gegen die von Hermann (l. c.) gegebene Erklärung des galvanischen Wogens kaum ein Bedenken geltend machen. Hermann geht von der unzweifelhaft richtigen Annahme aus, dass auch bei möglichst reiner Längsdurchströmung eines parallelfaserigen Muskels „die Mehrzahl der Fasern nicht bloss eine Anoden- und eine Kathodenstelle haben wird, welche den Elektroden des Gesammtmuskels entsprechen, sondern eine grössere Anzahl von Ein- und Austrittsstellen wegen schrägen oder queren Verlaufes der Strömungslinien zu den einzelnen Stellen der Fasern, ganz besonders wo die letzteren zufällig gekrümmt liegen". Starke Ströme setzen nun an jeder der secundären Kathodenstellen eine Erregung, durch welche ein Contractionswulst bedingt wird, welcher sich langsam nach der Kathode hin fortpflanzt. „Die Entstehung und Fortbewegung der Wülste macht neue Veränderungen und neue Unregelmässigkeiten im Verlaufe der Strömungslinien zur Faserung und giebt so zu immer neuen Erregungen Anlass. So entsteht das merkwürdige Wogen." Besonders hervorzuheben ist jedoch einerseits der Ausgangspunkt des Phänomen, sowie anderseits die auch von Hermann betonte Schwierigkeit, dass gerade dann, wenn, wie es scheint, die Bedingungen für die Entstehung von secundären Kathoden durch Faserknickungen die allergünstigsten sind, nämlich im gänzlich erschlafften Muskel, das Wogen ausbleibt. Wenn man auch zugeben will, dass, wie Hermann hervorhebt, unter Umständen bei zickzackförmiger Krümmung der Muskelfasern der physiologische Effect der Längsdurchströmung dem der reinen Querdurchströmung gleich kommen kann, indem sich hier wie dort Anoden und Kathoden von derselben Faser gerade gegenüber liegen, so muss doch betont werden, dass in vielen Fällen das Wogen nachweislich ausbleibt, wo am entspannten Muskel die Faserkrümmungen kaum merklich angedeutet sind. Um die langsame Fortpflanzung der Contractionswellen (in nur einer Richtung) zu erklären, nimmt Hermann eine Schädigung des Leitungsvermögens innerhalb der ganzen intrapolaren Strecke als Folge der starken Durchströmung an; doch scheint dies fraglich, wenn man berücksichtigt, dass ein ganz ähnliches Wogen auch unabhängig von jeder Durchströmung an ganz

frischen Muskeln beobachtet werden kann, wenn dieselben in einer bestimmten Weise (mechanisch) gereizt werden. Es wurde schon früher erwähnt, dass ein und derselbe Muskel langsame und schnelle Contractionswellen fortzupflanzen vermag, ohne dass eine irgend erhebliche Zustandsänderung zu Grunde liegt. Es kommt also wohl mehr auf die Qualität des Reizes an.

Für die ganze Auffassung dieser in der Continuität der Muskelfasern hervortretenden Erregungserscheinungen, an denen noch viel aufzuklären bleibt, ist es nun offenbar sehr wesentlich, zu wissen, ob überhaupt der elektrische Strom ausser den geschilderten Polwirkungen nicht doch noch andersartige Veränderungen innerhalb der durchflossenen Muskelstrecke erzeugt, oder ob dieselbe, wie bisher stillschweigend vorausgesetzt wurde, nur indirect durch die von den physiologisch vor Allem wichtigen Stellen, der Anode und Kathode her, sich fortpflanzenden Wirkungen beeinflusst wird. Dabei ist natürlich von vornherein abzusehen von dem etwaigen Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen. Schon v. Bezold (10), dem wir ja überhaupt die ersten eingehenden Untersuchungen über die elektrische Erregung entnervter Muskeln verdanken, zog jene Frage in das Bereich seiner experimentellen Untersuchungen und beantwortete dieselbe dahin, dass, während der Strom in constanter Stärke einen Muskel durchfliesst, fortwährend physiologische Aenderungen in der ganzen durchflossenen Strecke geschehen, wodurch einerseits die Erregbarkeit und andererseits das Leitungsvermögen der intrapolaren Strecke wesentlich beeinflusst werde. Da sich Veränderungen der Erregbarkeit oder des Leitungsvermögens irgend eines Muskelabschnittes nur indirect durch entsprechende Veränderungen der Contractionsgrösse, welche man bei immer gleicher Reizung derselben Stelle beobachtet, erschliessen lassen, so kommt es im vorliegenden Falle vor Allem darauf an, gleiche Reize auf beliebige Punkte der intrapolaren Strecke vor, während und nach der Durchströmung einwirken lassen zu können und die Zuckungshöhe mittels graphischer Methoden zu messen. Es ist von vornherein klar, dass hier nur der elektrische Reiz anwendbar ist, da er allein eine genaue Abstufung der Stärke zulässt und ausserdem die gereizte Stelle nicht unmittelbar schädigt. Allein die Anwendung des elektrischen Stromes als Prüfungsreiz für Untersuchung der Erregbarkeit einer bereits durchströmten Muskelstrecke begegnet erheblichen methodischen Schwierigkeiten wegen der kaum oder doch nur schwer zu vermeidenden Interferenz der beiden Ströme. Bezeichnet man den dauernd geschlossenen Kettenstrom, durch dessen Wirkungen die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen der durchflossenen Muskelstrecke verändert werden soll, als den „polarisirenden", den als Prüfungsreiz verwendeten Inductionsstrom dagegen als „Reizstrom", so ist klar, dass, wenn man etwa die Elektroden des letzteren direct an den vom Kettenstrom durchflossenen Muskel anlegen wollte, nothwendig der Strom aus einem Kreise in den andern sich ergiessen müsste, und zwar nach Maassgabe der Widerstände in beiden Kreisen. Wenn aber der polarisirende, dauernd geschlossene Kettenstrom zum Theil in den Kreis des Reizstromes abzweigt, so wird nothwendig an der einen Reizelektrode eine physiologische Kathode gebildet und daher ein dauernder Erregungszustand bedingt, welcher seinerseits die Wirkungen des Prüfungsreizes complicirt, so dass etwaige Ver-

änderungen in der Höhe der durch den Prüfungsreiz ausgelösten Zuckung vor und während der Schliessung des polarisirenden Stromes nicht wohl auf eine Veränderung der Erregbarkeit der betreffenden Stelle bezogen werden können, die unabhängig von einer directen Erregung durch den polarisirenden Strom sein würde. Dabei ist auch noch Folgendes zu bedenken. Nach dem polaren Erregungsgesetze findet bei Schliessung des Reizstromes je nach seiner Richtung die Erregung bald am einen, bald am anderen Ende der durchflossenen Strecke statt, wobei allerdings wegen des schrägen, durch die seitliche Anlagerung der Elektroden bedingten Verlaufes der Stromfäden die physiologische Kathode beziehungsweise Anode immer eine beträchtliche Ausdehnung besitzt. Im einen Falle fällt daher, wenn ein Zweig des polarisirenden Stromes sich in den Reizkreis ergiesst, die physiologische Kathode des Reizstromes auf bereits kathodische Faserstellen, anderenfalls aber geschieht das Gegentheil, indem dann die Kathode des Reizstromes mit anodischen Stellen sich deckt. Dadurch wird natürlich der Effect des Reizstromes auch noch von dessen Richtung abhängig gemacht. Da jedoch die Vertheilung des Stromes in beiden Kreisen lediglich von dem Verhältniss der Widerstände abhängt, so lässt sich, wenn man im gegebenen Falle in den Reizkreis einen so grossen Widerstand einschaltet, dass dagegen der Widerstand des zwischen den zugehörigen Elektroden befindlichen kurzen Muskelstückes verschwindet, eine Verzweigung des Kettenstromes in den Reizkreis vermeiden (Hermann, Handb. II. 1. p. 44).

Das Versuchsverfahren gestaltet sich demnach in folgender Weise: Zwei an einem verschiebbaren Träger angebrachte unpolarisirbare Elektroden werden an verschiedenen Stellen des im Hering'schen Doppelmyographen in gewöhnlicher Weise eingespannten Sartorius angelegt. Die Zuführung des als Prüfungsreiz ausschliesslich benützten Schliessungsinductionsstromes wird, um die Gestaltveränderungen des Muskels möglichst wenig zu behindern, durch Fäden, welche mit physiologischer NaCl-Lösung befeuchtet sind, vermittelt. Die Länge der intrapolaren Strecke beträgt etwa 3—4 mm, und es kann daher deren Widerstand gegenüber dem einer in den Kreis der primären Spirale eingeschalteten 2 m langen, 0,5 cm im Durchmesser haltenden und mit sehr verdünnter $CuSO_4$-Lösung gefüllten Glasröhre kaum in Betracht kommen. Die Zuckungen werden auf einer berussten Fläche verzeichnet, indem die eine Elektrode des Doppelmyographen dauernd fixirt, die andere dagegen mit einem Schreibstift in Verbindung gesetzt wird. Die Intensität des polarisirenden Kettenstromes wird durch ein Rheochord beliebig abgestuft. Die Oeffnung und Schliessung des Kettenkreises besorgt ein zwischen Rheochord und Stromquelle (2 Dan.) eingeschalteter Quecksilberschlüssel. Hat der polarisirende und der Reizstrom gleiche Richtung (beide absteigend), so ist zunächst der Fall denkbar, dass die Austrittsstellen beider zusammenfallen, indem die negative Reizelektrode an den Knochenstumpf der Tibia angelegt wird, während die andere das untere Sartoriusende berührt. In diesem Falle treten sehr ausgeprägte Veränderungen der Erregbarkeit hervor, deren nähere Besprechung später folgen soll. Ganz anders gestaltet sich jedoch das Resultat, wenn beide Reizelektroden in der Continuität des Muskels liegen. Nach v. Bezold wäre zu erwarten gewesen, dass während der Schliessungsdauer eines sehr schwachen Stromes von dem kathodischen Muskel-

ende aus ein Zustand gesteigerter Erregbarkeit sich über einen gewissen, nach Umständen grösseren oder kleineren Theil der intrapolaren Strecke verbreitet. Dem scheint auch in der That auf den ersten Blick die Beobachtung zu entsprechen, dass, wenn beide Reizelektroden an das untere Muskelende so angelegt werden, dass die eine (Kathode) etwa 2—3 mm von dem Sehnenende entfernt ist, während die andere 4 mm höher oben sich befindet, die Höhe der durch einen absteigenden Schliessungsinductionsstrom ausgelösten Minimalzuckung während der Polarisation mit einem ganz schwachen absteigenden Kettenstrom grösser ist als vorher. Indessen zeigt eine nähere Ueberlegung, dass eine derartige Schlussfolgerung dennoch nicht gerechtfertigt sein würde, indem das genannte Versuchsresultat nur durch den Bau des Muskels bedingt wird. Da nämlich die Fasern desselben nicht alle von gleicher Länge sind und sich am unteren Ende in einer schrägen Fläche inseriren, so erstreckt sich nothwendig die physiologische Kathode des der Länge nach in absteigender Richtung durchströmten Muskels über einen messbaren und zwar ziemlich beträchtlichen Theil der unteren Muskelhälfte. So lange daher bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung noch eine genügende Zahl von Faserenden in das Bereich der Kathode des Reizstromes fallen, erscheint eine merklich veränderte Reizwirkung während der Polarisation durchaus verständlich, die sich je nach Umständen entweder als eine Erhöhung oder Herabsetzung der Erregbarkeit geltend macht. Das Letztere, d. h. scheinbare Ausbreitung einer Erregbarkeitsherabsetzung über die intrapolare Muskelstrecke lässt sich bei derselben Versuchsanordnung beobachten, wenn entweder bei absteigender Richtung des polarisirenden und des Reizstromes die Intensität des ersteren zunimmt oder wenn bei aufsteigender Richtung des polarisirenden Stromes die in geringer Distanz von einander befindlichen Reizelektroden dem unteren Muskelende soweit genähert werden, dass die Erregung zum Theil noch innerhalb der anodischen Strecke ausgelöst wird. Werden jedoch die Reizelektroden nach und nach entlang dem Muskel bis an dessen oberes Ende verschoben, so lässt sich leicht constatiren, dass bei der angewendeten Stärke des polarisirenden Kettenstromes an keiner anderen Stelle der intrapolaren Strecke ein merklicher Unterschied der Zuckungshöhe vor und während der Durchströmung nachweisbar ist. Es ist also lediglich die durch den nicht ganz regelmässigen Bau des Sartorius bedingte räumliche Vertheilung der Aus- beziehungsweise Eintrittsstellen des Stromes am unteren Ende des Muskels, welche unter Umständen eine weitere Ausbreitung der, wie noch zu zeigen sein wird, auf die physiologische Kathode und Anode beschränkten Erregbarkeitsänderungen vortäuscht. Befindet sich die negative Reizelektrode ausserhalb des Bereiches der physiologischen Kathode beziehungsweise Anode eines parallelfaserigen, längsdurchströmten Muskels, so lassen sich bei Anwendung nicht zu starker, polarisirender Kettenströme keinerlei Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke weder im negativen noch im positiven Sinne nachweisen. Ebensowenig ist dies natürlich nach Oeffnung des polarisirenden Stromes der Fall. Es scheint hiernach, dass der elektrische Strom den Muskel in der That durchsetzen kann, ohne (mit alleiniger Aus-

nahme der polaren Stellen) eine nachweisbare Veränderung der Substanz direct hervorzubringen. Ganz anders verhält es sich nun aber, wie schon angedeutet wurde, an der physiologischen Kathode und Anode selbst. Hier lassen sich stets mit Leichtigkeit sehr ausgeprägte Erregbarkeitsveränderungen im positiven oder negativen Sinne nachweisen, die entweder im Gefolge einer bestehenden Dauererregung, beziehungsweise als Nachwirkung einer solchen auftreten, oder aber durch polare Hemmungsvorgänge bedingt sind. Auf diesen Umstand sind daher auch die Angaben v. Bezold's über Erregbarkeitsveränderungen der durchflossenen Muskelstrecke zurückzuführen, da die von ihm angewendete Methode lediglich die Erregbarkeit der kathodischen und anodischen Faserstellen zu prüfen

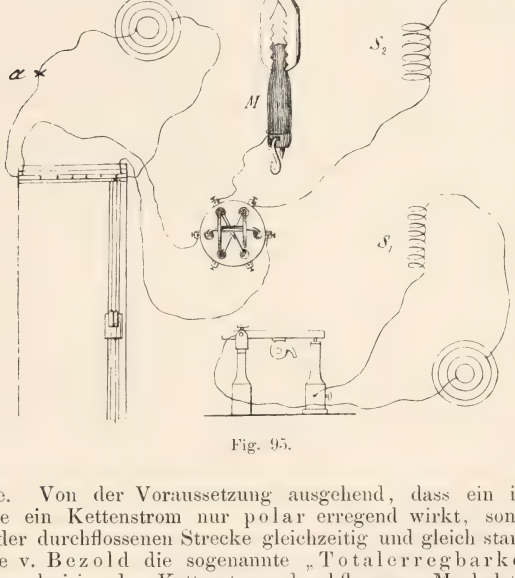


Fig. 95.

gestattete. Von der Voraussetzung ausgehend, dass ein inducirter nicht wie ein Kettenstrom nur polar erregend wirkt, sondern alle Punkte der durchflossenen Strecke gleichzeitig und gleich stark erregt, versuchte v. Bezold die sogenannte „Totalerregbarkeit" der von dem polarisirenden Kettenstrom durchflossenen Muskelstrecke zu prüfen, indem er sich als Prüfungsreiz eines Schliessungsinductionsstromes bediente, welcher dem Muskel durch dieselben Elektroden zugeleitet wurde, die auch den polarisirenden Strom zuführten. Die Versuchsanordnung v. Bezold's wird durch beistehende Zeichnung versinnlicht (Fig. 95). In dem Kreis des Kettenstromes, dessen Intensität durch ein Rheochord abgestuft werden kann, befindet sich auch zugleich die secundäre Spirale eines Inductionsapparates (S_2) eingeschaltet. Ist der Kettenstrom bei (a) geöffnet, so durchsetzt im Momente der Schliessung oder Oeffnung des Kreises der primären Spirale ein Inductionsstrom den Muskel in der einen oder andern Richtung und löst

eine Zuckung aus. Wird nun der Kettenkreis bei (*a*) geschlossen, so durchfliesst ein Stromzweig von beliebiger, durch das Rheochord abzustufender Intensität dauernd den Muskel. Oeffnet oder schliesst man jetzt wieder den Kreis der primären Spirale, so durchsetzt abermals ein inducirter Strom von gleicher Stärke wie vorher in bestimmter Richtung den nunmehr polarisirten Muskel, und die Verhältnisse sind offenbar nur insoweit andere, als der Reizstrom jetzt nicht wie früher von der Dichtigkeit Null ausgeht und wieder zu ihr zurückkehrt, sondern von einer je nach der Stärke des polarisirenden Stromes verschiedenen Dichtigkeit. Die zweite Zuckung wurde nun wie die erste graphisch verzeichnet, und beide lieferten so ein vergleichbares Bild von dem zeitlichen Verlauf und der Stärke der Zuckung des durchströmten (polarisirten) und nicht durchströmten Muskels. Wäre nun die Voraussetzung v. Bezold's, dass der Inductionsstrom alle Punkte der durchflossenen Strecke gleichzeitig und gleich stark erregt, richtig, so würde man durch die Vergleichung der Zuckungshöhen in beiden erwähnten Fällen zwar nicht die Erregbarkeitsveränderungen bestimmter Stellen der intrapolaren Strecke erkennen, da sich ja die verschiedenen Elemente derselben natürlich sämmtlich daran betheiligen würden, und zwar jedes nach Maassgabe des ihm zukommenden Zustandes; wohl aber würde man sozusagen die resultirende Erregbarkeit oder, wie sich v. Bezold ausdrückte, die „Totalerregbarkeit" der durchflossenen Muskelstrecke kennen lernen. Da jedoch seither der Beweis geliefert wurde, dass auch inducirte wie Kettenströme nur polare Wirkungen entfalten, so kann natürlich durch das beschriebene Versuchsverfahren nichts weiter ermittelt werden, als Erregbarkeitsveränderungen an der physiologischen Kathode oder Anode. Es ist daher klar, dass die v. Bezold'sche Methode nur über die Erregbarkeitsveränderungen der Faserenden eines längsdurchströmten Muskels Aufschluss zu geben vermag und über die Erregbarkeit der intrapolaren Strecke gar nichts aussagt. Nebst diesem principiellen Fehler leiden die v. Bezold'schen Versuche auch noch an dem Mangel, dass der Strom durch metallische Elektroden zugeführt wurde, wobei natürlich der Einfluss der Polarisation das Resultat sehr complicirt.

Um nun mit möglichster Vermeidung aller Fehlerquellen die polare Erregbarkeit eines von einem Kettenstrom durchflossenen, durch Curare entnervten, parallelfaserigen Muskel mittels der beschriebenen Methode untersuchen zu können, und zwar zunächst während der Durchströmungsdauer, wird der gänzlich unversehrte, beiderseits mit Knochenstümpfen in Verbindung stehende Sartorius im Doppelmyographen mit unpolarisirbaren Elektroden befestigt, deren eine dauernd fixirt wird, während die andere, beweglich, mit einem Schreibhebel verbunden ist. Die Anordnung ist zunächst eine solche, dass der polarisirende Kettenstrom und der Schliessungsinductionsstrom in gleicher Richtung aufsteigend oder absteigend den Muskel durchsetzen.

Der Uebersichtlichkeit halber und zum besseren Vergleich mit v. Bezold's Resultaten mögen zwei Versuchsreihen aus vielen hier Platz finden, bei denen im Allgemeinen derselbe Gang befolgt erscheint, wie in v. Bezold's analogen Versuchen.

I.

		Zuckungshöhe
1. Zuckung.	Muskel unpolarisirt	4 mm
2. „	„ „	4 „
3. „	Unmittelbar nach Schliessung eines sehr schwachen absteigenden *) Stromes (2 Dan. RW = 1)	29 „
4. „	Sofort nach Oeffnung dieses Stromes . . .	4 „
5. „	Muskel unpolarisirt	4 „
6. „	Unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren absteigenden Stromes (RW = 4) . . .	32 „
7. „	Nach Oeffnung dieses Stromes	3 „
8. „	Der polarisirende Strom abermals verstärkt (RW = 8); sofort nach der Schliessung desselben	26 „
9. „	3 Sekunden später	0 „
10. „	Unmittelbar nach der Oeffnung	0 „
11. „	1 Minute später	Spur.

II.

1. Zuckung.	Muskel unpolarisirt	6 mm
2. „	„ „	6 „
3. „	Unmittelbar nach Schliessung eines schwachen absteigenden Stromes (2 Dan. RW = 5)	26 „
4. „	Nach 5 Sekunden	26 „
5. „	Nach weiteren 7 Sekunden	21 „
6. „	„ „ 4 „	18 „
7. „	„ „ 4 „	16 „
8. „	„ „ 4 „	14 „
9. „	„ „ 5 „	8 „
10. „	„ „ 5 „	5 „
11. „	„ „ 5 „	0 „
12. „	Nach Oeffnung des Stromes	0 „
13. „	„ 40 Sekunden	0 „
14. „	„ 50 „	3 „
15. „	„ 62 „	5 „
16. „	Unmittelbar nach Schliessung desselben polarisirenden Stromes	25 „
17. „	5 Sekunden später	21 „
18. „	5 „ „	17 „
19. „	5 „ „	12 „
20. „	5 „ „	4 „
21. „	5 „ „	0 „

Aus den vorstehenden Versuchsreihen ist nun ohne Weiteres ersichtlich, dass, wie v. Bezold gefunden hat, sehr schwache Kettenströme in der That die Reizwirkung einzelner, die ganze intrapolare Strecke durchsetzender Inductionsströme wesentlich erhöhen, wenn sie mit diesen gleiche Richtung haben. Die angeführten Zahlenwerthe zeigen übrigens, dass die Zunahme der Zuckungshöhen eine viel bedeutendere ist, als es v. Bezold in seinen Versuchen jemals beob-

*) Absteigende und aufsteigende Ströme wirken wegen der assymetrischen Form des Sartorius verschieden.

achtete, was wohl zum grossen Theil dem Umstande zuzuschreiben sein dürfte, dass durch die Anwendung unpolarisirbarer Elektroden der sonst nicht zu vermeidenden, raschen Intensitätsabnahme des an sich schwachen polarisirenden Stromes vorgebeugt war.

Eine wesentliche Differenz zwischen diesen Versuchsresultaten und denen v. Bezold's ergiebt sich jedoch, wenn man den Einfluss der Durchströmungsdauer auf den Erfolg des Prüfungsreizes in Betracht zieht. Während nämlich v. Bezold bei Anwendung eines polarisirenden Stromes die Höhe der durch einen Inductionsschlag ausgelösten Zuckung mit der Länge der Schliessungsdauer des ersteren (ungeachtet des eben erwähnten Uebelstandes der fortschreitenden Polarisation der metallischen Elektroden) merklich zunehmen sah, war dies bei meinen Versuchen niemals der Fall. Es zeigte sich vielmehr, dass, wenn der Kettenstrom zunächst nur sehr geringe Intensität besass, so dass keine wahrnehmbare Spur sichtbarer Erregungserscheinungen den Moment seines Einbrechens in den Muskel verrieth, die Höhe der durch einen gleichgerichteten Inductionsstrom ausgelösten, verstärkten Zuckungen sich nicht merklich ändert, wenn der polarisirende Strom nicht sehr lange geschlossen bleibt. Dagegen beobachtete ich im letzteren Falle unter sonst gleichen Umständen stets eine mehr oder weniger ausgesprochene Abnahme der Zuckungshöhe. Uebrigens hängt es in unverkennbarer Weise von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates vor Beginn der Polarisation ab, innerhalb welcher Zeit nach Schliessung eines Kettenstromes von sehr geringer Intensität sich der erregbarkeitsmindernde Einfluss desselben geltend macht. Im Allgemeinen kann man sagen, dass dem Stadium erhöhter Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines schwach polarisirten Muskels um so rascher eine Herabsetzung derselben folgt, je mehr durch irgendwelche Einflüsse die Erregbarkeit des Muskels von vornherein, sei es local oder allgemein, gesunken war.

Man bemerkt dies ebensowohl an Präparaten, welche wenig lebenskräftigen Fröschen entnommen wurden, wie auch an solchen, deren Erregbarkeit nur örtlich (an der Kathode) durch eine etwa vorhergegangene Durchströmung herabgesetzt ist. Der letztere Einfluss lässt sich auch an der unter II. mitgetheilten Versuchsreihe erkennen. Innerhalb 34 Sekunden nach Schliessung des schwachen, polarisirenden Stromes wurde der Anfangs ausserordentlich gesteigerte Erfolg des als Prüfungsreiz dienenden, gleichgerichteten Schliessungsinductionsstromes gleich Null. Sobald sich nun nach Oeffnung des Kettenstromes der Muskel wieder soweit erholt hatte, dass der gleiche Prüfungsreiz, wie vor der ersten Durchströmung, deutliche Zuckungen auslöste, wurde der polarisirende Strom abermals geschlossen. Unmittelbar nachher erreichte die Höhe der ausgelösten Zuckung nahezu denselben Werth, wie in der ersten Reihe; dagegen nahm jetzt die Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen ungleich rascher ab als vorher, indem schon die Durchströmungsdauer von 20 Sekunden genügte, um den Erfolg des gleichen Prüfungsreizes aufzuheben.

Je grösser die Intensität des den Muskel durchfliessenden Kettenstromes ist, um so rascher folgt dem Stadium erhöhter Reizwirkung eines gleichgerichteten

Inductionsstromes die Herabsetzung und schliessliche Aufhebung derselben.

Wenn man mit den allerschwächsten, polarisirenden Strömen beginnt und deren Intensität durch Verschiebung des Reochordschlittens nach und nach steigert, während man dem Muskel zwischen je zwei Versuchen immer hinreichend Zeit zur Erholung lässt, kann man sich leicht von der Richtigkeit des eben ausgesprochenen Satzes überzeugen. Bei einem gewissen, nach dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates wechselnden Intensitätsgrad des Stromes tritt die erhöhte Anspruchsfähigkeit an der Kathode nur in den der Schliessung unmittelbar folgenden Zeitmomenten deutlich hervor und lässt sich bei weiterer Steigerung der Stromesintensität gar nicht mehr nachweisen. Es ist dies jedoch nicht, wie man vielleicht im Hinblick auf die oben erwähnten Beobachtungen von Engelmann am Kaninchenureter glauben könnte, erst dann der Fall, wenn durch den Kettenstrom bereits eine deutliche Schliessungsdauercontraction an der Kathode bewirkt wird; vielmehr entgeht, der äusserst kurzen Dauer wegen, das Stadium erhöhter Anspruchsfähigkeit in den meisten Fällen bereits der Beobachtung, wenn die Intensität des polarisirenden Stromes nicht einmal ausreicht, eine maximale Schliessungszuckung des Muskels auszulösen. Es muss daher als Regel gelten, sich nur der allerschwächsten Kettenströme zu bedienen, wenn es darauf ankommt, die in einem gewissen Stadium der Polarisation hochgradig gesteigerte Anspruchsfähigkeit kathodischer Faserstellen nachzuweisen, da sie andernfalls leicht ganz übersehen werden könnte. In Uebereinstimmung mit älteren Befunden von Pflüger und Nasse fand auch Hermann (42), dass „sowohl am Nerven als am Muskel die Wirkung eines gegebenen Inductionsstromes durch gleichgerichtete Bestandströme erhöht, durch entgegengesetzte herabgesetzt wird (bis zur Annullirung)". Bei den schwächsten Bestandströmen beginnend, macht die Steigerung des Reizerfolges gleichsinniger Stromesschwankungen einer Herabsetzung Platz, wenn die Stärke des Bestandstromes eine gewisse Grenze überschreitet; Hermann erhielt dasselbe Resultat in noch einwandfreierer Weise, wenn auch zur Reizung Kettenströme verwendet wurden.

In den beiden oben mitgetheilten Versuchsreihen (I und II) waren die durch den Prüfungsreiz unmittelbar nach Schliessung des Kettenstromes ausgelösten Zuckungen nahezu maximale. Es lässt sich jedoch von vornherein mit Wahrscheinlichkeit annehmen, und der Versuch bestätigt die Voraussetzung, dass die Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines durchströmten Muskels bis zu einer gewissen Grenze mit der Intensität des polarisirenden Stromes zunimmt. Diese Grenze liegt jedoch ausserordentlich niedrig; sie wurde in meinen Versuchen bei Anwendung von zwei Daniell'schen Elementen als Stromquelle in der Regel schon bei 1—2 cm Draht Nebenschliessung erreicht. Jenseits derselben nimmt, wie schon erwähnt, die Erregbarkeit mit der Dauer des Geschlossenseins um so rascher ab, je stärker der polarisirende Strom ist.

Gerade in dem Falle, wo die Intensität des letzteren so gering ist, dass jede Steigerung derselben eine entsprechende Verstärkung der Reizwirkung eines gleichgerichteten Inductionsstromes zur Folge hat, hätte sich die von v. Bezold beobachtete Zunahme der Zuckungs-

höhe mit wachsender Schliessungsdauer des Kettenstromes zeigen müssen, was jedoch niemals zu beobachten war.

Welche Schlussfolgerungen dürfen wir nun aus diesen Versuchen ziehen? Da es bekannt ist, dass der als Prüfungsreiz benutzte Inductionsstrom im Allgemeinen nur an der Kathode sichtbar erregend wirkt, also an Faserstellen, welche während der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes sich bereits im Zustande dauernder Erregung befinden, so können die beobachteten, mit der Stärke und Dauer der Durchströmung wechselnden Zustände der Erregbarkeit an der Kathode nur als Folgen der örtlichen Dauererregung daselbst betrachtet werden, und es fragt sich nur, wie es dann bald zu einer Erregbarkeitserhöhung, bald zu einer Herabsetzung derselben kommt.

Es darf als sicher gelten, dass der einen Muskel durchfliessende elektrische Strom nicht nur im Augenblick der Schliessung, sondern während der ganzen Dauer des Geschlossenseins als Erregungsursache wirkt. Es ist ferner experimentell festgestellt, dass die dem Erregungsvorgang zu Grunde liegenden Veränderungen der contractilen Substanz auf jene Faserstellen beschränkt sind, durch welche der Strom austritt. Jeder Reizversuch zeigt aber auch sofort, dass das Zustandekommen einer Schliessungszuckung, d. i. die Auslösung einer Erregungs- beziehungsweise Contractionswelle am Orte der Reizung, in der Regel an die Bedingung geknüpft ist, dass die Stromesschwankung von Null oder einem endlichen Werthe aus mit einer gewissen Raschheit erfolgt; dem wäre noch hinzuzufügen, dass auch die absolute Intensität des Reizstromes einen gewissen Grenzwerth übersteigen muss, wenn sichtbare Erregungserscheinungen ausgelöst werden sollen. Gesetzt nun, es werde ein Muskel dauernd von einem Kettenstrom durchflossen, dessen Intensität so gering ist, dass keine Spur sichtbarer Erregungserscheinungen dessen Vorhandensein verräth, so werden wir nichtsdestoweniger anzunehmen berechtigt sein, dass ein so zu sagen „latenter Erregungszustand“ aller jener Faserstellen, deren Gesammtheit die „physiologische Kathode“ repräsentirt, während der Dauer der Durchströmung vorhanden ist; denn jener veränderte Zustand der contractilen Muskelsubstanz, dessen rasches Entstehen an der Austrittsstelle des Stromes eine Contractionswelle auslöst, wenn die Stromesintensität einen gewissen unteren Grenzwerth überschreitet, und dessen Fortbestehen während der Schlussdauer stärkerer Ströme die Schliessungsdauercontraction beweist, muss offenbar auch nach Schliessung der schwächsten Ströme, wenn auch nur in geringem Grade vorhanden sein. Dann wird es aber auch nur eines geringen, je nach Umständen grösseren oder kleineren plötzlichen Zuwachses zu dem dauernd vorhandenen, an sich unzureichenden Reize bedürfen, um an der Kathode eine Erregungswelle auszulösen. Es wird, mit anderen Worten, eine rasche, positive Schwankung eines den Muskel durchfliessenden, sehr schwachen Stromes als auslösender Reiz wirken können, auch wenn die gleiche Schwankung, von dem Abscissenwerthe Null ausgehend, keine oder nur eine minimale Erregung des Muskels bewirkte. Der unter Umständen zu beobachtende verstärkte Reizerfolg eines Inductionsstromes, dessen Richtung mit der des polarisirenden Kettenstromes übereinstimmt, lässt sich daher durch Summation zweier an sich unzureichender Reize erklären, und es erscheint die erhöhte Anspruchsfähigkeit an

der Kathode nicht sowohl als eine besondere, den Erregungsvorgang einleitende Stromwirkung, sondern sie ist durch diesen selbst bedingt. Mit dieser Auffassung steht das entgegengesetzte Verhalten eines Muskels während und unmittelbar nach einer länger anhaltenden, schwachen Polarisation oder bei Anwendung stärkerer Ströme in völliger Uebereinstimmung.

Die im letzteren Falle zu beobachtenden Nachwirkungen wurden bereits oben auf eine locale, durch den Strom bedingte „Ermüdung" der kathodischen Faserstellen bezogen (25). Aus den hier mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass fast unmittelbar nach Schliessung eines mittelstarken Stromes eine während der Dauer der Durchströmung zunehmende Verminderung, beziehungsweise völlige Aufhebung der Anspruchsfähigkeit für Inductionsströme an der Kathode vorhanden ist. Die directe Abhängigkeit, in welcher bei geringerer Intensität des polarisirenden Stromes die Herabsetzung der Erregbarkeit während der Durchströmung von der Dauer dieser letzteren steht, macht es sehr wahrscheinlich, dass in diesem Falle der Erregungsvorgang selbst, oder richtiger die durch denselben bedingte Ermüdung am Orte der directen Reizung, als Ursache der verminderten Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen anzusehen ist.

Der während längerer Zeit anhaltende schwache Erregungszustand an der Kathode hat hier allmählich Veränderungen der contractilen Muskelsubstanz bewirkt, welche sich nicht nur während der Schliessungsdauer des Stromes, sondern in der Regel auch nach der Oeffnung desselben noch einige Zeit durch eine verminderte Erregbarkeit verrathen und daher in herkömmlicher Weise als Ermüdungserscheinung erklärt werden dürfen. Es fragt sich jedoch: wie haben wir die Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode unmittelbar nach Schliessung stärkerer Ströme aufzufassen und zu erklären? Hier kann von einer „Ermüdung" in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes schon darum eigentlich nicht die Rede sein, weil sich eine den Reiz länger überdauernde, beträchtliche Nachwirkung in der Regel nicht nachweisen lässt, sofern die Schliessungsdauer des Stromes nur kurz war. Allerdings fehlt sie auch dann nicht ganz, wie schon aus dem Umstande hervorgeht, dass in einer Zuckungsreihe, welche durch in kurzen Pausen auf einander folgende Schliessungen eines Kettenstromes bei unveränderter Richtung desselben erhalten wurde, die Höhe jeder Zuckung merklich hinter der der nächst vorhergehenden zurückbleibt; allein diese geringfügige Nachwirkung nach einmaliger kurzer Schliessung würde nicht hinreichen, um die sofortige, sehr beträchtliche Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit während der Schliessungsdauer desselben Stromes zu erklären. Ist doch ein Inductionsstrom, welcher maximale Zuckungen des nicht durchströmten Muskels auslöste, während der Schliessungsdauer eines gleichgerichteten Kettenstromes von mittlerer Intensität vollkommen unwirksam, während er sofort nach Oeffnung des letzteren seine volle frühere Wirksamkeit entfaltet.

Allein es ist nicht zu vergessen, dass auch dem ausgeschnittenen Muskel in hohem Grade die Fähigkeit der Restitution zukommt, vermöge deren er die durch den Erregungsvorgang bewirkten Substanzveränderungen um so rascher und vollkommener wieder auszugleichen vermag, je kürzere Zeit der Reiz einwirkte und je lebenskräftiger andererseits das Präparat ist. Aus Engelmann's Versuchen am

Ureter geht hervor, dass nach jeder Contraction, also schon nach einer relativ sehr kurzen Dauer der Erregung, nicht nur die Erregbarkeit, sondern auch das Leitungsvermögen geschädigt erscheinen und sich erst während der folgenden Ruhepause, und zwar um so rascher wieder herstellen, je grösser die Erregbarkeit an dem betreffenden Präparate von vornherein war. Auch darf an die „refractäre" Periode des sich contrahirenden Herzmuskels erinnert werden. Es ist aber klar, dass, wenn in demselben Maasse als die Erregbarkeit des quergestreiften Muskels, die der glatten Muskelfasern übertrifft, auch die Restitutionsfähigkeit des ersteren grösser ist, eine durch den Erregungsvorgang bedingte Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren Stromes einen hohen Grad erreicht haben kann, ohne dass sich eine merkliche Nachwirkung bei der Oeffnung geltend zu machen brauchte, vorausgesetzt, dass die Schliessungsdauer nur wenige Sekunden betrug. Immerhin wird aber ein etwaiger Einfluss der absoluten Stromdichte der Art, dass bei einem schon bestehenden Strom von gewisser Stärke eine superponirte positive Schwankung auch unabhängig von den durch ersteren bewirkten Ermüdungserscheinungen in geringerem Grade erregend wirkt als vorher, nicht ganz auszuschliessen sein. Es steht daher, wie ich glaube, nichts im Wege, anzunehmen, dass nicht nur die während und nach einer andauernden Polarisation auftretende Erregbarkeitsherabsetzung, sondern auch die unmittelbar nach Schliessung eines stärkeren Stromes vorhandene Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit der kathodischen Faserstellen eines Muskels im Wesentlichen auf einem localen „Ermüdungszustande" beruhen, wobei unter „Ermüdung" die Gesammtheit aller am Orte der Reizung durch den Erregungsprocess bewirkten Veränderungen der contractilen Muskelsubstanz verstanden wird, welche während ihres Bestehens das Zustandekommen einer abermaligen Erregung hindern oder doch erschweren.

Wir können demnach als Resultat aller vorstehenden Erörterungen den Satz aufstellen, dass die im positiven oder negativen Sinne veränderte Anspruchsfähigkeit an der Kathode eines durchströmten Muskels im Wesentlichen beruht auf dem je nach der Stärke des polarisirenden Stromes wechselnden Zustand der latenten Dauererregung und deren Folgen.

Nicht so leicht ist es, sich über das Verhalten der Erregbarkeit an der „physiologischen Anode" eines Muskels während der Dauer der Durchströmung Aufschluss zu verschaffen. Die Versuche, durch dem polarisirenden Strom entgegengesetzt gerichtete, die ganze intrapolare Strecke durchsetzende Inductionsströme der Lösung dieser Frage näher zu treten, sind nicht eindeutig genug, um unmittelbar entscheidende Folgerungen zu gestatten. v. Bezold, welcher derartige Versuche, wenn auch von einem anderen Gesichtspunkte aus, anstellte, giebt (10) an, dass „sowohl der aufsteigend als absteigend gerichtete Kettenstrom, den Muskel durchfliessend, die Erregbarkeit des letzteren für aufsteigende Schliessungsinductionsströme, wenn sie eine gewisse Dichtigkeit nicht überschreiten, anfänglich erhöhen, bei einer gewissen Dichtigkeit aber und über dieselbe hinaus dagegen herabsetzen". Ausserdem sollte „der Wendepunkt der Curve der Erregbarkeitszunahme, bezogen auf die Dichtigkeit des Polari-

sationsstromes als Abscisse, bei dem erregenden Strom entgegengesetzt gerichteten Polarisationsströmen früher eintreten, als bei gleichgerichteten".

Hat der inducirte Reizstrom gleiche Richtung mit dem Polarisationsstrom, so kommt die Erregung des Muskels offenbar nur dadurch zu Stande, dass der stetig fliessende Strom im Augenblicke der Schliessung des Kreises der primären Spirale eine plötzliche, äusserst rasch vorübergehende, positive Schwankung erleidet*) (Fig. 96 *a*).

Das Umgekehrte gilt natürlich in dem Falle, wo die Richtung des Reizstromes der des polarisirenden Kettenstromes entgegengesetzt ist (Fig. 96 *b*).

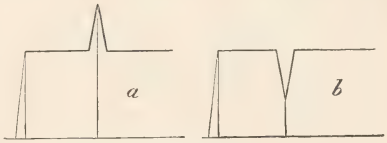


Fig. 96.

Es hängt dann in erster Linie von der Grösse der Intensitätsschwankung des ersteren ab, ob eine Zuckung des Muskels ausgelöst wird oder nicht. Wenn man die Intensitätslinie des der Voraussetzung zu Folge sehr schwachen, polarisirenden Stromes durch eine über der Abscisse und derselben parallel verlaufende Gerade darstellt, so ist ersichtlich, dass, während bei gleicher Richtung des Reizstromes und des polarisirenden Kettenstromes ausschliesslich der ansteigende Theil der superponirten Schwankungscurve für die Erregung des Muskels in Betracht kommt, dies keineswegs der Fall sein wird bei entgegengesetzter Richtung beider interferirenden Ströme. Hier kann unter Umständen sowohl der absteigende, wie auch der aufsteigende Theil der Schwankungscurve erregend wirken (vergl. Grützner, Pflüger's Arch. 28. p. 146); im ersteren Falle würde es sich um eine Oeffnungserregung, andernfalls um eine Schliessungserregung handeln. Bei geringer Intensität des polarisirenden Kettenstromes kommt jedoch die erstere Wirkung gewiss nicht in Betracht. Aber auch die andere wird voraussichtlich erfolglos bleiben, wenn der Kettenstrom so schwach ist, dass dessen Schliessung an sich keine deutliche Zuckung bewirkte. So lange dann der tiefste Punkt der Schwankungscurve die Abscisse nicht erreicht oder wenn dies nur eben der Fall ist, wird auch das plötzliche Wiederansteigen des für einen Moment geschwächten oder unterbrochenen Kettenstromes nicht erregend wirken. Erst dann, wenn der tiefste Punkt der Schwankungscurve unter die Abscissenlinie herabreicht, d. i. wenn die Intensität des Reizstromes so gross ist, dass nicht nur der polarisirende Bestandstrom durch denselben unterbrochen wird, sondern dass auch noch ein gewisser Antheil des ersteren in einer dem Kettenstrom entgegengesetzten Richtung den Muskel durchsetzt, wird möglicherweise eine Zuckung des letzteren erfolgen, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass der Erregungsvorgang diesfalls an vorher anodischen Faserstellen ausgelöst wird. Es handelt sich daher dann nicht sowohl um eine Reizung der Eintritts-

*) Da wegen der äusserst kurzen Dauer inducirter Ströme deren Verschwinden in der Regel nicht zu einer Oeffnungerregung Anlass giebt, so kann man unbedenklich im vorliegenden Falle die Wirkung eines gleichgerichteten Inductionsstroms als die einer einmaligen, rasch verlaufenden positiven Schwankung des Kettenstromes betrachten.

stellen des Kettenstromes *während des Bestehens des letzteren*, sondern in einer allerdings unmessbar kurzen Zeit nach Oeffnung desselben. Das unmittelbar darauf erfolgende Ansteigen des polarisirenden Stromes zu seiner ursprünglichen Höhe wird der Voraussetzung zu Folge nicht erregen, da dessen Intensität zu gering ist. Man sieht leicht, dass die Verhältnisse bei grösserer Stärke des Kettenstromes noch complicirter werden, indem dann sowohl dessen negative Intensitätsschwankung, wie auch das Wiederansteigen nach vorhergehender Schwächung oder Unterbrechung erregend zu wirken vermag.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die Möglichkeit, mit Hülfe eines dem polarisirenden Strom entgegengesetzt gerichteten Inductionsstromes eine Erregbarkeitsveränderung der anodischen Faserstellen zu erschliessen, an ganz besondere Bedingungen geknüpft ist.

Vor Allem erscheint hierzu erforderlich, dass die Intensität des Reizstromes jene des polarisirenden in beträchtlichem Grade überwiegt, denn nur dann wird man mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen dürfen, dass während der Schliessungsdauer des letzteren der zur Erregung des Muskels übrigbleibende Antheil des inducirten Stromes hinreichend gross ist, um eine Zuckung auszulösen, falls die Erregbarkeit an der Anode normal geblieben wäre. Würde aber in einem solchen Falle die Erregung ausbleiben, so wäre man wohl berechtigt, auf eine verminderte Anspruchsfähigkeit der anodischen Faserstellen zu schliessen. Ob nun in einem gegebenen Falle dieser theoretischen Forderung genügend Rechnung getragen ist, lässt sich um so schwieriger beurtheilen, als der Reizstrom von dem polarisirenden Kettenstrom sich ausser durch eine verschiedene Intensität auch noch durch die Spannung sehr wesentlich unterscheidet, ein Umstand, der ja für den Erfolg der Reizung bekanntlich von grosser Bedeutung ist. Nun ist allerdings durch *Brücke's* Untersuchungen festgestellt, dass es wegen der äusserst kurzen Dauer inducirter Ströme einer relativ viel grösseren Intensität derselben bedarf, um einen durch Curare entnervten Muskel in gleichem Grade zu erregen, als unter denselben Umständen bei Anwendung eines Kettenstromes. Da sich nun durchwegs herausstellte, dass schon ein sehr schwacher Kettenstrom (2 Dan. RW = 1—3 cm) den Reizerfolg eines entgegengesetzt gerichteten, eine maximale Zuckung auslösenden Inductionsstromes aufzuheben vermag, so dass selbst bei weiterer Verstärkung des Reizstromes während der Schliessungsdauer des Kettenstromes kein Erfolg beobachtet wird, so dürfte der Schluss wohl gerechtfertigt sein, *dass die Anspruchsfähigkeit der anodischen Faserstellen während der Polarisation herabgesetzt ist.*

Fassen wir nochmals kurz die Resultate der vorstehenden Erörterungen zusammen, so lässt sich sagen: Wird ein Muskel dauernd von einem Kettenstrom durchflossen, so findet man während der Schliessungsdauer die Erregbarkeit der kathodischen Faserstellen entweder erhöht oder erniedrigt. Das Erstere ist der Fall bei geringer Intensität des polarisirten Stromes, das Letztere bei grösserer Stärke oder bei längerer Schliessungsdauer schwacher Ströme. Soweit sich dies auf Grund elektrischer Reizversuche darthun lässt, ist die Erregbarkeit anodischer Faserstellen während der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes stets vermindert oder gänzlich aufgehoben.

Wie verhält es sich nun mit der *Erregbarkeit an den polaren Stellen nach Oeffnung eines polarisirenden*

Stromes? Diese „Nachwirkungen“ sind noch in Kürze zu besprechen.

Es war bereits davon die Rede, dass sich nach nicht allzu lange dauernder Schlusszeit eines sehr schwachen elektrischen Stromes keinerlei Nachwirkung an der Kathode constatiren lässt, indem die während der Polarisationsdauer bedeutend gesteigerte Reizwirkung einzelner, gleichgerichteter Inductionsschläge unmittelbar nach Oeffnung des Kettenstromes ihre ursprüngliche Grösse wieder erreicht. War dagegen ein Kettenstrom von mittlerer Intensität hinreichend lange geschlossen (es genügen in der Regel schon 1—2 Minuten), dann lässt sich immer, wie aus den oben mitgetheilten Versuchsbeispielen I und II hervorgeht, eine Verminderung der Anspruchsfähigkeit an der Kathode nicht nur während der Dauer der Durchströmung, sondern auch nach Oeffnung des polarisirenden Stromes nachweisen. Dieselbe ist um so andauernder, je grösser die Intensität und je länger die Schlussdauer des Stromes war. Nach längerer Ruhe, bisweilen erst nach mehreren Minuten, erholt sich ein solcher Muskel wieder soweit, dass ein Inductionsstrom von entsprechender Richtung, der vor der Polarisation deutliche Zuckungen auslöste, neuerdings erregend wirkt. Um vieles rascher jedoch und selbst dann, wenn in Folge weit vorgeschrittener localer Ermüdung eine spontane Erholung nicht mehr erfolgt, kann man die normale Erregbarkeit an der Kathode wieder herstellen, wenn man den polarisirenden Strom für kurze Zeit wendet. Mit dieser Erfahrung steht die Thatsache in engstem Zusammenhang, dass nach nicht allzu kurzer Polarisation eines curarisirten Muskels die Erregbarkeit der anodischen Faserstellen in der Regel bedeutend erhöht gefunden wird, falls die Intensität des Kettenstromes nicht zu gering war.

Obschon die hierher gehörigen Erscheinungen der sogenannten „Volta'schen Alternative“ seit lange bekannt sind, hat man sich doch nicht genau darüber Rechenschaft gegeben, dass es sich hier ganz ebenso um eine polare, also rein örtliche Wirkung des Stromes handelt, wie bei dem Erregungsvorgang an der Kathode. Nachdem bereits Heidenhain (43) gefunden hatte, dass Muskeln, deren Erregbarkeit durch irgendwelche schädliche Einflüsse (Tetanisiren, andauernde Durchströmung, Erwärmen etc.) soweit herabgesetzt war, dass sie selbst auf Schliessung sehr kräftiger Ströme nicht merklich reagirten, ihre Leistungsfähigkeit wenigstens zum Theil wiedererlangen, wenn sie einige Zeit der Einwirkung eines starken, in auf- oder absteigender Richtung fliessenden Stromes ausgesetzt waren, indem dann in höherem oder geringerem Grade wieder Erregung erfolgt bei Oeffnung des polarisirenden, sowie bei Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes, hat Rosenthal (44) auf die Uebereinstimmung hingewiesen, in welcher sich diese Thatsachen mit den von ihm zuerst näher untersuchten Erscheinungen der Volta'schen Abwechselungen am frischen, nicht erschöpften Muskel befinden.

Nach Rosenthal's leicht zu bestätigenden Beobachtungen sinkt bei jedem Muskel durch anhaltende Durchströmung in einer und derselben Richtung die Anspruchsfähigkeit für die Schliessung eben dieses Stromes, wird dagegen beträchtlich gesteigert für dessen Oeffnung, sowie für die Schliessung eines Stromes von entgegengesetzter Richtung. Die erstere Wirkung beruht, wie oben gezeigt wurde, auf

einem ausschliesslich den kathodischen Faserstellen eigenthümlichen Ermüdungszustand.

Das gleiche Versuchsverfahren, welches zu dieser Ueberzeugung führte, gestattet aber auch den Beweis zu liefern, dass die, nach dem Oeffnen eines polarisirenden Stromes von genügender Stärke nachweisbare Steigerung der Anspruchsfähigkeit für Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes lediglich eine den anodischen Faserstellen zukommende Eigenthümlichkeit ist.

Da es als feststehende Thatsache gelten darf, dass bei Schliessung eines Stromes Erregung nur an den Austrittsstellen desselben aus der Muskelsubstanz erfolgt, so liegt der Beweis, dass nach der Polarisation die Erregbarkeit an der Anode gesteigert ist, eigentlich schon in dem Umstande, dass der Reizerfolg bei Schliessung eines dem polarisirenden entgegengesetzten Stromes verstärkt gefunden wird. Es wäre jedoch denkbar gewesen, dass die in Rede stehende Erregbarkeitsveränderung sich über einen grösseren oder kleineren Theil der durchströmt gewesenen Muskelstrecke ausbreitet, obzwar das vollständige Fehlen elektrotonischer Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke während der Durchströmung dies von vornherein sehr unwahrscheinlich macht. Durch directe elektrische Reizung verschiedener Stellen in der Continuität eines vorher polarisirten Muskels lässt sich aber auch leicht zeigen, dass ebensowenig, als die negative Nachwirkung der Polarisation die physiologische Kathode überschreitet, die positive Nachwirkung über die Grenzen der physiologischen Anode hinausgeht, sofern nur der polarisirende Strom nicht zu stark gewählt wird, da sonst durch das Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen mannigfache Störungen entstehen können.

Es ist nicht zu verkennen, dass die bisher erörterten Erregbarkeitsveränderungen während und nach der Durchströmung eines Muskels offenbar in nächster Beziehung stehen zu den früher besprochenen polaren Erregungs- und Hemmungserscheinungen und eigentlich nur einen anderen Ausdruck derselben Thatsachen darstellen. Wenn, wie wir gesehen haben, der elektrische Strom an der Kathode dauernd als Erregungsursache wirkt, so sind, wie früher auseinandergesetzt wurde, die beobachteten Veränderungen der Erregbarkeit oder Anspruchsfähigkeit hiervon die nothwendige Folge, und ebenso muss unter allen Umständen eine Erregbarkeitsherabsetzung an der Anode vorausgesetzt werden, wenn daselbst während der Schliessungsdauer eine bestehende Erregung gehemmt wird. Dass aber nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes sich Alles umkehrt, ergiebt sich ebenso nothwendig aus der Umkehr der polaren Erregungs- und Hemmungserscheinungen. Da innerhalb der intrapolaren Strecke weder Erregungs- noch Hemmungserscheinungen durch den Strom direct bewirkt werden und sich daselbst nur als von den Polen fortgeleitete Veränderungen oder durch Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen geltend machen können, so ist von vornherein klar, dass auch direct durch den Strom erzeugte Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke im Sinne v. Bezold's nicht vorhanden sein können und, wie gezeigt wurde, auch thatsächlich nicht vorhanden sind.

Ebensowenig haben wir auch Grund, Veränderungen des Leitungsvermögens der intrapolaren Strecke anzunehmen, und können die Versuche v. Bezold's für ein gegentheiliges Verhalten nicht als strenge beweisend gelten.

v. Bezold untersuchte den Einfluss, den die Polarisation einer Muskelstrecke von 3 mm Länge auf die Leitung einer ausserhalb derselben ausgelösten Erregungswelle ausübt. Er fand, dass die Leitungsfähigkeit des polarisirten Muskelabschnittes abnimmt, und zwar um so mehr, je stärker der Strom ist und je länger die Durchströmung andauerte. Bei einem gewissen Grade der Polarisation erscheint das Leitungsvermögen angeblich vollständig aufgehoben. (Dies war z. B. der Fall nach 40 Sekunden langer Durchleitung eines Stromes von 4 Dan. Elem., bei einem Rheochordwiderstand = 100 durch eine 3 mm lange Muskelstrecke.) Die Muskel- wie auch die Nervensubstanz wird daher nach v. Bezold's Meinung durch den Strom „gelähmt". Diese Lähmung beruht dem genannten Forscher zu Folge im Wesentlichen auf einer Leitungsverzögerung, beziehungsweise Hemmung, während doch die angeblich gelähmte Muskelstrecke durch äussere Einwirkungen noch mit derselben Geschwindigkeit an Ort und Stelle in den Zustand der Erregung versetzt werden kann.

Wie die verschiedenen Abschnitte der intrapolaren Strecke sich hinsichtlich der Veränderungen ihres Leitungsvermögens verhalten, hat v. Bezold nicht untersucht, neigt sich jedoch der Ansicht zu, „dass die Curve der Verzögerungen in der intrapolaren Muskelstrecke, ebenso wie beim Nerven, von beiden Polen aus nach der Mitte sinkt".

Da sich so vielfache Analogien im Verhalten der glatten Muskulatur des Ureter und des quergestreiften Muskels hinsichtlich des Verhaltens gegen den elektrischen Strom herausstellten, dürfte es umsomehr geboten sein, an dieser Stelle auch Engelmann's Angaben über den Einfluss der Polarisation auf das Leitungsvermögen des ersteren zu berücksichtigen, als, wie es scheint (gerade hier), eine wesentliche Differenz zwischen meinen Befunden am quergestreiften Muskel und Engelmann's Beobachtungen am Ureter besteht.

Diesen letzteren zu Folge nimmt das Leitungsvermögen einer polarisirten Ureterstrecke in dem auf Seite der Anode gelegenen Theil ab und in dem auf Seite der Kathode gelegenen zu. Die Grösse der Aenderungen soll ein Maximum an den Polen sein. Mit der Stromstärke und Stromdauer soll die Länge der Strecke herabgesetzten Leitungsvermögens zunehmen und schliesslich soll dieses in der ganzen intrapolaren Strecke aufgehoben sein. Wenn von einem oberhalb eines aufsteigend polarisirten Ureterabschnittes gelegenen Punkte eine Contractionswelle ausging, sah sie Engelmann, wenn der polarisirende Strom sehr schwach war, die ganze intrapolare Strecke durchlaufen, jedoch mit einer merklichen Verzögerung an der Anode. Bei stärkeren Strömen erlischt hier die Welle ganz und bei noch stärkeren (wenn an der Kathode Dauercontraction eintrat) erlosch die Welle schon an der Kathode.

Was nun zunächst v. Bezold's Versuche anbelangt, so geht aus denselben keinesfalls hervor, dass die Leitungsfähigkeit der ganzen intrapolaren Strecke vermindert oder aufgehoben ist, da dieselbe viel zu kurz war. Es konnte die Hemmung der Fortpflanzung der Contractionswelle ebensowohl an der Anode ihren Sitz haben, wenn es, wie allerdings aus Engelmann's Ureterversuchen hervorzugehen scheint, richtig ist, dass daselbst das Leitungsvermögen der Muskelsubstanz sehr herabgesetzt ist, wie auch an der Kathode, da bei der Stärke des angewendeten polarisirenden Stromes daselbst jedenfalls

eine Dauercontraction vorhanden sein musste, und da, wie man ebenfalls nach Engelmann's Beobachtungen zu schliessen berechtigt war, eine contrahirte Stelle unter Umständen die Erregungsleitung zu unterbrechen vermag.

Es erwächst daher zunächst die Aufgabe, die Leitungsfähigkeit der Muskelsubstanz sowohl an Stelle der Anode wie auch an der Kathode zu prüfen und deren Abhängigkeit von Stärke und Dauer des Stromes festzustellen.

Ich brachte zu diesem Zweck einen stark mit Curare vergifteten M. sartorius in gewöhnlicher Weise mit den unpolarisirbaren Elektroden des Hering'schen Doppelmyographen in Verbindung, fixirte die Mitte des Muskels zwischen Oelthon und liess die Gestaltveränderungen beider Hälften auf einer berussten Papierfläche verzeichnen. In der Regel wurde das untere Sartoriusende mit einzelnen, absteigend gerichteten Schliessungsinductionsschlägen gereizt. Der Reizstrom trat durch die eine Elektrode des Doppelmyographen aus; der Eintritt desselben wurde durch eine mit 0,5 % NaCl-Lösung getränkte, in die Thonspitze einer gewöhnlichen, unpolarisirbaren Elektrode eingeknetete Fadenschlinge vermittelt, um die Gestaltveränderungen der betreffenden Muskelhälfte bei der Reizung möglichst wenig zu hindern. Unmittelbar neben der fixirten Stelle, etwa der Mitte des Muskels entsprechend, erfolgte durch eine Elektrode von ganz gleicher Beschaffenheit der Aus- beziehungsweise Eintritt des polarisirenden Kettenstromes, welcher demnach stets die ganze obere Muskelhälfte durchfloss. Eine am untern Sartoriusende ausgelöste Contractionswelle pflanzt sich ungehindert durch die fixirte Stelle hindurch fort, und beide Muskelhälften verkürzen sich in der Regel annähernd gleich stark, so lange der polarisirende Strom nicht geschlossen ist. Auch wenn ein schwacher Kettenstrom (sei es in auf- oder absteigender Richtung) die obere Muskelhälfte dauernd durchfliesst, übt dies keinen merklichen Einfluss auf die Zuckungsgrösse beider Hälften aus. Wird jedoch die Intensität des polarisirenden Stromes gesteigert (etwa 2 Dan. = 100 RW) und befindet sich die Kathode in der Mitte des Muskels, so entwickelt sich in allen Fällen während der Dauer der Durchströmung und mit derselben zunehmend, eine immer deutlicher hervortretende Hemmung für die Fortpflanzung der im nicht polarisirten Muskelabschnitt ausgelösten Contractionswelle. Zunächst bemerkt man, dass die beiden Muskelhälften sich nicht, wie vorher, gleich stark verkürzen, indem die Zuckungscurven der polarisirten Hälfte mit der Dauer der Durchströmung immer kleiner und kleiner werden, während die der direct erregten Hälfte ihre anfängliche Höhe unverändert beibehalten. Schliesslich bleibt bei erneuter Reizung der nicht polarisirten Muskelhälfte die Gestaltveränderung jenseits der fixirten Stelle vollständig aus, *die Contractionswelle vermag die kathodischen Faserstellen nicht mehr zu passiren.*

v. Bezold's Annahme zu Folge müsste man nun erwarten, dass zu dieser Zeit bereits die ganze intrapolare Strecke leitungsunfähig geworden ist. Dem widerspricht jedoch auf das Entschiedenste die Thatsache, dass, *wenn der polarisirende Strom in der Mitte des Muskels eintritt, wenn sich also daselbst die Anode befindet, niemals, selbst bei Anwendung sehr starker Kettenströme und bei beliebiger Dauer der Durchströmung, eine merkliche Behinderung der Fortpflan-*

zung einer Contractionswelle wahrnehmbar ist, ja unter Umständen beobachtet man, wie unten näher zu erörtern sein wird, das gerade Gegentheil. Es kann demnach kein Zweifel darüber bestehen, dass Faserstellen, welche einige Zeit hindurch den Austritt eines genügend starken, elektrischen Stromes vermittelten, in einen Zustand gerathen, in welchem sie sich als ungeeignet erweisen, eine diesseits ausgelöste Erregungswelle auf jenseits derselben befindliche Querschnitte zu übertragen. Auch für den Nerven ist diese Undurchdringlichkeit der Kathode von Hermann und Werigo festgestellt worden und wird später darauf zurückzukommen sein. Die Bedingungen ihrer Entwicklung sind hier ganz dieselben wie beim Muskel.

Dass nicht etwa die an der Kathode localisirte Schliessungsdauercontraction als solche das die Fortpflanzung hemmende Moment bildet, geht, abgesehen von dem Umstand, dass oft genug unmittelbar nach Schliessung des polarisirenden Stromes beide Muskelhälften gleichstark sich verkürzen, obschon an der Kathode, in der Mitte des Muskels, eine deutlich ausgesprochene Dauercontraction vorhanden ist, auch daraus hervor, dass die Hemmung gerade dann am stärksten ausgebildet ist, wenn durch anhaltende absteigende Durchströmung der oberen Muskelhälfte die Anfangs vorhandene Schliessungsdauercontraction zum Verschwinden gebracht wurde. Es dürfte demnach die Annahme wohl gerechtfertigt erscheinen, dass die locale, durch den Strom bewirkte Ermüdung der Muskelsubstanz an der Kathode die wesentlichste Ursache der daselbst nachweisbaren Leitungshemmung ist. Mit Rücksicht auf die oben mitgetheilten Beobachtungen über die rasche Abnahme der Anspruchsfähigkeit kathodischer Faserstellen während der Polarisation könnte es auffallend erscheinen, dass, unter den obengenannten Versuchsbedingungen, die Leitungshemmung an der Kathode erst verhältnissmässig spät nach Schliessung relativ starker Ströme beobachtet wird. Der Grund des abweichenden Verhaltens ist, wie ich glaube, wesentlich in der Verschiedenheit der Art des Stromaustrittes in beiden Fällen zu suchen. Denn während im ersteren Falle die Faserenden denselben vermitteln, befindet sich die „physiologische Kathode“ andernfalls in der Mitte des Muskels, wo einmal schon wegen des grösseren Querschnittes die Stromdichte geringer sein muss, andererseits aber der schief nach einer schmalen Zone der Muskeloberfläche hingerichtete Verlauf der einzelnen Stromfäden es bedingt, dass die im Innern gelegenen Fasern schwächer erregt werden, als die an der Peripherie befindlichen, da der Strom die ersteren mit geringerer Dichte verlässt, als die letzteren. Dem entsprechend findet man auch stets, dass, wenn der Austritt des Stromes in der eben beschriebenen Weise in der Mitte des Muskels erfolgt, zur Auslösung einer Schliessungszuckung in der Regel viel stärkere Ströme nothwendig sind, als im umgekehrten Falle. So lange also nicht durch anhaltende Durchströmung der Gesammtquerschnitt des Muskels an der Austrittsstelle des Stromes ermüdet ist, wird jede ankommende Erregungswelle den kathodischen Muskelquerschnitt zu passiren vermögen, indem wie so zu sagen unter der am stärksten erregten peripheren Zone hinweggleiten kann und erst dann vollständig gehemmt wird, wenn der Muskel durch die Fortdauer des localen Erregungszustandes, um mich so auszudrücken,

functionell durchtrennt, d. i. in zwei erregbare, durch eine schmale unerregbare Zone getrennte Abschnitte zerlegt wurde. Die eben gemachte Auseinandersetzung lässt es daher begreiflich erscheinen, warum es im Allgemeinen einer ziemlich anhaltenden Polarisation mit verhältnissmässig starken Strömen bedarf, um an irgend einer Stelle in der Continuität des Muskels das Leitungsvermögen soweit herabzusetzen, dass eine ankommende Erregungswelle in ihrem Fortschreiten gehindert wird. War die obere Muskelhälfte, wie bisher vorausgesetzt wurde, absteigend polarisirt und wendet man hierauf plötzlich den Strom, so kann die kräftige Schliessungserregung, welche dann an dem vorher anodischen Muskelende ausgelöst wird, den durch die dauernde Erregung an der Kathode leitungsunfähig gewordenen Querschnitt nicht passiren, und es zuckt daher im Momente der Schliessung nur die direct erregte, vorher polarisirte Muskelhälfte, während die andere jenseits der fixirten Stelle in Ruhe bleibt.

Das Leitungsvermögen kehrt unter Umständen nach Oeffnung des Stromes wieder zurück; war jedoch die Intensität des letzteren zu gross und wurde die Polarisation zu lange fortgesetzt, so kann es geschehen, dass der kathodische Abschnitt dauernd leitungsunfähig bleibt.

Im Vorhergehenden war bereits davon die Rede, dass, im Gegensatz zu dem von Engelmann beobachteten Verhalten der Uretermuskulatur, das Leitungsvermögen des quergestreiften Muskels (Sartorius) unter dem Einfluss der Anode keine merkliche Verminderung erkennen lässt. Es ist dies um so auffallender, als hinsichtlich der directen Erregbarkeit in beiden Fällen völlige Uebereinstimmung herrscht. An eine wirkliche Verschiedenheit des Verhaltens in beiden Fällen wird man umsoweniger denken können, als auch am Nerven die anodische Leitungshemmung sehr ausgeprägt hervortritt. Es dürfte daher das auffallende Verhalten lediglich in äusseren Umständen begründet sein, unter welchen wohl die Dicke des Muskels und der quere Verlauf der Stromfäden in erster Linie stehen.

Die früher besprochene Erfahrung, dass kathodische, unerregbare Faserstellen unter dem Einfluss der Anode der Art modificirt werden, dass sie fähig sind, abermals in den Zustand der Erregung zu gerathen, sobald der elektrische Strom den Muskel an den betreffenden Stellen verlässt, beweist zunächst nur, dass dieselben für den directen elektrischen Reiz wieder empfänglich geworden sind. Da sich jedoch herausstellte, dass Veränderungen der muskulären Erregbarkeit keineswegs immer gleichsinnige Veränderungen des Leitungsvermögens im Gefolge haben, so wäre es denkbar gewesen, dass, ungeachtet der Wiederherstellung der directen Erregbarkeit, das Leitungsvermögen, d. i. die Fähigkeit, indirect durch eine von andern Faserstellen ausgehende Contractionswelle in den Zustand der Erregung versetzt zu werden, an der Kathode unter Umständen dauernd vernichtet bleibt. Die Versuche mit halbseitiger Durchströmung des curarisirten Sartorius haben jedoch zu einem gegentheiligen Resultat geführt, indem sich herausstellte, dass selbst in Fällen, wo die Polarisation so lange fortgesetzt wurde, dass an eine spontane Erholung des leitungsunfähig gewordenen Muskelabschnittes nicht zu denken war, die Fähigkeit, den Erregungsvorgang weiter zu leiten, unter dem Einfluss der Anode stets, und zwar

dauernd, wiederhergestellt wird, falls der angewendete Strom nicht allzu schwach ist.

Man hat es auf diese Weise in seiner Gewalt, einen und denselben Querschnitt eines parallelfaserigen Muskels nach Belieben für eine von aussen kommende Contractionswelle durchgängig oder undurchgängig zu machen, je nachdem man den die eine Hälfte durchfliessenden Strom in der Mitte des Muskels ein- oder austreten lässt.

Hinsichtlich der Erregbarkeitsveränderungen eines polarisirten Muskels liess sich der directe Beweis liefern, dass dieselben weder extra- noch intrapolar über die physiologische Kathode, beziehungsweise Anode hinausreichen, und es liegt kein Grund vor, bezüglich der Leitungsveränderungen ein gegentheiliges Verhalten anzunehmen. Vielmehr spricht Alles dafür, dass sie ebenso wie jene als rein polare Wirkungen des Stromes aufzufassen sind.

Die elektrische Reizung des nicht fibrillär differenzirten Plasmas.

Während die Wirkungen des elektrischen Stromes auf Muskeln seit lange die Aufmerksamkeit der Physiologen auf sich gezogen haben, blieben die in theoretischer Beziehung höchst interessanten Folgeerscheinungen der Durchströmung nicht fibrillär differenzirter plasmatischer Gebilde bis in die neueste Zeit fast gänzlich unbeachtet, und nur wenige vereinzelte Beobachtungen wiesen darauf hin, dass es sich hier um Thatsachen von weitreichender Bedeutung handelt.

Mit Rücksicht auf gewisse theoretische Vorstellungen über die Ursache der Plasmabewegung, speciell der Strömungserscheinungen in Pflanzenzellen, hatte schon Bequerel den Einfluss eines starken Stromes untersucht, welcher durch einen schraubenförmig um eine entrindete Zelle von Chara herumgelegten Draht floss. Es zeigte sich keine Wirkung, gleichviel ob die Axe der Drahtwindungen der Zellaxe parallel war oder zu ihr senkrecht stand. Ebensowenig Erfolg hatten alle späteren Versuche, eine Fernwirkung des Stromes auf irgend welches reizbare Plasma nachzuweisen, so dass es als sicher gelten darf, dass eine solche überhaupt nicht existirt.

Bei directer Einwirkung schwacher Inductionsströme sahen Kühne und Engelmann die Bewegung von Amoeben nach einem kurzen Latenzstadium zunächst stocken, nach einiger Zeit aber wieder beginnen. Sind die Inductionsschläge stärker, so kommt es zur Annahme der Kugelgestalt durch Einziehen aller Pseudopodien, wobei immer zunächst die Körnchenströmung stockt. Schliesslich kann bei sehr starker Reizung die Plasmakugel platzen unter Austritt des Entoplasmas, was einer endgültigen Zerstörung des Thieres gleichkommt (45).

Rhizopoden mit zahlreichen langen und feinen Pseudopodien ziehen dieselben bei elektrischer Reizung ebenfalls ein, wobei es vor Allem bemerkenswerth ist, dass die rechtwinkelig zur Stromesrichtung gelagerten Pseudopodien entweder gar nicht beeinflusst werden oder doch viel stärkere Ströme erfordern, als die parallel verlaufenden, eine Thatsache, die sofort an das gleiche Verhalten der Muskeln unter denselben Umständen erinnert. So sah Kühne (46), wenn er Actinosphaerium

mit den Wechselströmen des Inductionsapparates tetanisirte, dass die Pseudopodien, welche nach beiden Elektroden hin gerichtet waren, bald varicös wurden, indem das Körnerplasma auf den Axenstrahlen sich zu kleinen Kügelchen und Spindeln sammelte, die allmählich nach dem Körper flossen, während das ganze Pseudopodium langsam eingezogen wurde. Da diese zu elektrischen Reizversuchen ausserordentlich geeignete Rhizopodenform auch im Folgenden noch mehrfach zu erwähnen sein wird, so mögen hier noch einige Bemerkungen über deren Bau folgen. Der ziemlich grosse kugelige Körper des Actinosphaerium lässt deutlich zwei Schichten erkennen, eine dunklere centrale, mit reichlichen Kernen versehene Masse (Entoplasma) und eine hellere, von Flüssigkeitsvacuolen reichlich durchsetzte Rindenschicht (Fig. 97). Die Wand jeder Vacuole ist aus

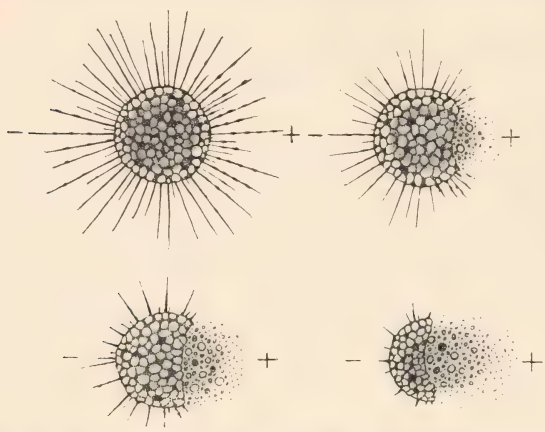


Fig. 97. Actinosphaerum Eichhorni, polare Reizerscheinungen bei Durchleitung eines constanten elektrischen Stromes. (Nach Verworn.)

gleichmässig feinkörnigem Plasma gebildet, aus welchem zum Theil auch die allseitig ausstrahlenden, stachelförmigen Pseudopodien bestehen, die im Uebrigen eine eigenthümliche Differenzirung erkennen lassen, indem ein aus festerer Substanz bestehender „Axenstrahl" von dem ziemlich flüssigen Körnerplasma wie von einer Rinde überzogen wird.

Die schon von Kühne beschriebenen Contractionserscheinungen äussern sich bei beliebiger Art der Reizung immer in gleicher Weise. „Das den Axenstrahl eines Pseudopodiums im ungereizten Zustande ziemlich gleichmässig umhüllende Protoplasma sammelt sich in Folge des Reizes, während es langsam dem Körper zuströmt, auf dem Axenstrahl zu einzelnen kleinen, spindel- oder kugelförmigen Varicositäten an, zwischen denen der Axenstrahl vom Protoplasma theilweise ganz entblösst wird. Die Spindeln und Kugeln gleiten auf dem Axenstrahl, der sich gleichzeitig ebenfalls in den Körper zurückzieht, langsam in centripetaler Richtung, verschmelzen bisweilen unter einander und

fliessen schliesslich ganz in das Protoplasma der Rindenschicht hinein." „Ist der Reiz stärker gewesen oder dauert er an, so beginnen, nachdem die Pseudopodien an der gereizten Stelle, resp. am ganzen Körper eingezogen sind, die Flüssigkeitsvacuolen der Rindenschicht an der Oberfläche zu platzen, indem das Protoplasma ihrer Wände sich mehr und mehr nach innen zurückzieht. Dadurch erhält der Körper eine unregelmässig contourirte, höckerige Oberfläche. Bei noch stärkeren Reizen endlich fängt das Protoplasma an, körnig zu zerfallen, ein Process, der, an der Oberfläche beginnend, ganz langsam nach innen fortschreitet, später auch die Centralmasse ergreift und, wenn der Reiz nicht früher aufhört, schliesslich den Zerfall des ganzen Körpers herbeiführt. Ist es noch nicht soweit gekommen, so kann sich der unzerstörte Rest wieder zu einem (allerdings entsprechend kleineren) vollständigen Actinosphaerium ergänzen" (Verworn 47). Aehnlich wie die Pseudopodien der Rhizopoden verhalten sich bei hinreichend starker elektrischer Reizung auch die Plasmastränge und -fäden in gewissen Pflanzenzellen (Tradescantia). Bei schwacher Reizung beobachtet man häufig, wie beim freilebenden, amoeboïd beweglichen Plasma erst nur eine Verlangsamung und Stillstand der spontanen, strömenden Bewegung, worauf bei Verstärkung des Reizes Bildung von Varicositäten, Klumpen u. s. w. erfolgt. Kühne sah diese Erscheinungen bei partieller Reizung auch nur local hervortreten. Bringt man eine grössere Zelle von Tradescantia quer zwischen zwei nahe bei einander liegende Elektroden, die in feine Spitzen enden, so kann man die Ströme grösster Dichte dann allein durch ein beschränktes Stück der Zelle gehen lassen. Bei allmählichem Annähern der secundären Spirale tritt Stillstand in den Plasmafäden nur in einem Theil der Zelle ein, worauf sich Wülste, Klumpen und Knollen bilden, welche später wieder vollkommen in den Strom des noch unveränderten Plasmas aufgenommen werden können. Auch das rotirende Plasma von Vallisneria, Chara, Nitella u. s. w. zeigt bei elektrischer Reizung immer zuerst eine Verzögerung und schliesslich Stillstand der Strömung.

Viel grösseres Interesse bieten nun aber die Erscheinungen, welche an gewissen Plasmaarten bei Einwirkung des constanten Stromes hervortreten. Die ersten Beobachtungen in dieser Richtung verdanken wir Kühne, welcher schon im Jahre 1864 (l. c.) auf das merkwürdige und in vieler Beziehung wichtige Verhalten von Actinosphaerium zum galvanischen Strome hinwies. Ich werde mich im Folgenden vorzugsweise an die Schilderung von Verworn (l. c.) halten, welcher diese Beobachtungen neuerdings wieder aufgenommen und nach verschiedenen Richtungen ergänzt und erweitert hat. In methodischer Hinsicht sei bemerkt, dass bei den betreffenden Versuchen ausschliesslich unpolarisirbare Elektroden zur Verwendung kamen. Das Actinosphaerium wurde mit einigen Tropfen Wasser in ein Reizkästchen gebracht, welches, auf einem grossen Objectträger durch Aufkitten von zwei Leisten aus porösem Thon und zwei Querwälle aus Kitt hergestellt wurde, so dass ein abgeschlossener rechteckiger Raum entstand, an dessen Langseiten die Pinsel der Elektroden angelegt wurden, so dass eine annähernd parallele Durchströmung möglich schien. In Folge der grossen Widerstände im Kreise muss man ziemlich starke Ströme anwenden, um deutliche Erfolge zu erzielen, die dann aber stets überaus charakteristisch sind. Bei der Schliessung des Stromes bemerkt man zunächst, dass die Pseudopodien sowohl an

der Anoden- wie Kathodenseite des kugeligen Körpers varicös werden und sich unter den oben erwähnten Erscheinungen zu retrahiren beginnen, während wieder die senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodien keine Veränderung bemerken lassen. Auf Seite der Kathode verschwinden die an sich viel geringeren Reizerscheinungen sehr rasch, indem die Pseudopodien alsbald wieder ihre normale Beschaffenheit annehmen. Dagegen schreiten die entsprechenden Wirkungen an der Anode während der ganzen Dauer des Stromes ununterbrochen fort. Die Pseudopodien werden langsam ganz eingezogen, darauf fangen die Vacuolen der Rindenschichte an zu zerplatzen und ihre Flüssigkeit zu entleeren, wodurch an der Anodenseite allmählich eine Einschmelzung der Körpermasse stattfindet, die mit einem körnigen Zerfall des Protoplasmas verbunden ist. Auf diese Weise bildet sich an der Anodenseite nach und nach eine concave Einbuchtung, während gleichzeitig eine sehr langsame Einziehung der Pseudopodien an der ganzen übrigen Körperoberfläche erfolgt. Schliesslich nimmt das Actinosphaerium mondsichelförmige Gestalt an, nachdem schon der grösste Theil des Körpers körnig zerfallen ist (Fig. 97).

Oeffnet man den Stromkreis zu einer Zeit, wo die Pseudopodien noch überall mit Ausnahme der Anodenseite normal erhalten sind, so hört sofort der Einschmelzungsprocess an der Anode auf und an der Kathode zeigt sich nun ein Varicöswerden der Pseudopodien, ungefähr in demselben Grade wie unmittelbar nach Schliessung des Stromes. Doch ist diese Wirkung eine sehr vorübergehende, und bald nehmen die Pseudopodien wieder ihre normale Gestalt an, während sich auch die eingeschmolzene Anodenseite wieder langsam ausfüllt, so dass ein ganzes aber kleineres Individuum entsteht. Bei schwächeren Strömen kommt es überhaupt nicht zum Platzen von Vacuolen, und nur die Pseudopodien der Anodenseite retrahiren sich langsam; auch fehlt dann jede Spur kathodischer Oeffnungswirkung. Alle die geschilderten Erregungserscheinungen entwickeln sich um so schneller, je stärker der angewendete Strom ist. Bei Schliessung sehr starker Ströme erfolgt sogar fast mit einem Ruck der körnige Zerfall an der Anodenseite, um dann immer langsamer während der Dauer des Stromes nach dem Centrum hin vorzudringen.

Das langsame Einziehen der Pseudopodien an der ganzen Körperoberfläche während einer längeren Durchströmung würde nach Verworn als eine secundäre Erscheinung aufzufassen sein, welche erst in Folge des durch den Zerfallsprocess an der Anode auf das Plasma ausgeübten Reizes entsteht, denn sie tritt immer erst ein, nachdem schon ein grösserer Defect entstanden ist. Die geschilderten Thatsachen lassen von vornherein den Erfolg von Wechselströmen voraussehen. Bei mässig schneller Reizfolge beginnen dann die Pseudopodien an beiden Körperpolen varicös zu werden und ebenso schreitet auch bei stärkeren Strömen der körnige Zerfall von beiden Polen her gleichmässig fort. Bemerkenswerth ist es, dass bei sehr raschem Stromwechsel die bereits eingeleiteten Erregungserscheinungen sistiren, um bei langsamerer Folge wieder zu beginnen.

Ein ganz analoges Verhalten gegenüber dem Kettenstrome zeigt, wie Verworn fand, auch Polystomella crispa, eine marine

Foraminifere mit zahlreichen sehr feinen, vielfach netzartig mit einander anastomosirenden Pseudopodien, welche in ausgezeichneter Weise das schon von Max Schultze beschriebene Phänomen der „Körnchenströmung“ darbieten. „Bei Schliessung des Stromes beginnen die Körnchen in den an der Anodenseite befindlichen Pseudopodien sämmtlich in centripetaler Richtung zu fliessen, die Pseudopodien werden dabei gleichmässig langsam zurückgezogen, je länger die Einwirkung dauerte, um so weniger und kürzere Pseudopodien ragen nur noch aus der Schaale hervor, und bald sind an der ganzen Anodenseite sämmtliche Pseudopodien hinter der Schaale verschwunden.“ An der Kathodenseite ist dagegen keinerlei Veränderung bemerkbar, die Körnchenströmung geht in normaler Weise weiter und die Pseudopodien bleiben ausgestreckt, „ja sie verlängerten sich sogar häufig noch bedeutend, und wenn vorher an der Kathodenseite gar keine Pseudopodien hervorragten, traten nach der Schliessung oft welche unter centrifugaler Richtung der Körnchenströmung hervor.“ Auch hier war an den senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodienbündeln bei und nach der Schliessung keine Veränderung zu bemerken. Eine deutliche kathodische Oeffnungswirkung konnte Verworn hier nicht constatiren.

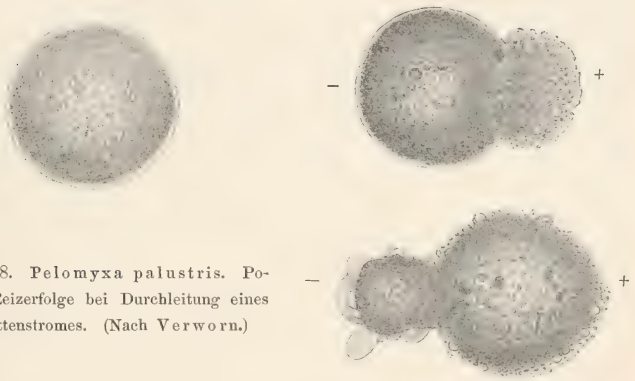


Fig. 98. Pelomyxa palustris. Polare Reizerfolge bei Durchleitung eines Kettenstromes. (Nach Verworn.)

Von grossem Interesse sind ferner die Reizwirkungen, welche unter sonst gleichen Verhältnissen bei Pelomyxa palustris beobachtet werden. Pelomyxa ist ein häufig 2 mm grosser solider Klumpen von nacktem Protoplasma, der durch die grosse Menge von Einschlüssen (Sand und Schlammtheilchen) sehr undurchsichtig erscheint. Die Bewegungen sind äusserst träge und bestehen, wie auch bei manchen Amoeben, in einer Strömung des Entoplasmas längs der Körperaxe nach einer Seite hin, um daselbst beiderseits umzubiegen und an den Seiten zurückzufliessen. Auf diese Weise entsteht in der Richtung des Axenstromes ein stumpfer Vorstoss, an dessen Rand oft ein hyaliner Saum bemerkbar wird. Reizwirkungen äussern sich nun verschieden, je nachdem sie die ganze Oberfläche gleichmässig treffen oder nur local wirken, je nachdem sie schwach oder stark sind. „Schwache andauernde Reize, die auf den ganzen Körper wirken, wie

z. B. Erschütterungen, bewirken ein sehr langsames, aber vollkommenes Kugeligwerden des Körpers. Schwache locale Reize erzeugen ein langsames Zurückziehen der getroffenen Stelle.“ Wirken starke (etwa chemische) Reize auf den ganzen Körper, so bedingen sie ebenfalls kugelige Abrundung, aber zugleich tritt in Folge Zerfalls der äusseren Plasmaschicht überall das körnige Innenplasma aus, was bei localer Reizung nur örtlich erfolgt. „An der gereizten Stelle platzt dann das körnig zerfallende Protoplasma im Zusammenhang ruckartig hervor, und es entsteht ein ähnliches Bild wie bei Anwendung starker Ströme auf Actinosphaerium.“ In dieser Weise äussert sich nun auch die Wirkung eines hinreichend starken galvanischen Stromes (Fig. 98).

Bei der Schliessung platzt mit einem Ruck an der Anodenseite der Körperinhalt zusammenhängend hervor, worauf der Zerfallsprocess wie bei Actinosphaerium immer weiter nach der Kathodenseite hin fortschreitet, bis endlich auch der letzte Rest hier noch vorhandenen Plasmas zerstört ist. „Dieser Zerstörungsvorgang schreitet bei eben wirksamen Strömen in circa 1/2—3/4 Minuten von der Anode bis zur Kathode hinüber, also bis zur völligen Zerstörung des Individuums, und zwar mit immer abnehmender Geschwindigkeit: Anfangs ruckartig schnell, dann immer langsamer und schliesslich ganz allmählich und undeutlich. Bei stärkeren Strömen ist die Dauer bis zum Enderfolge eine viel geringere. Der Process verläuft in der Form eines Schnürrings über den ganzen Körper; derselbe setzt an der Anode ein und schreitet nach der Kathode zu vorwärts; was anodenwärts von ihm gelegen ist, d. h. also alle Theile, die er überschritten hat, sind körnig zerfallen, was kathodenwärts von ihm liegt, lebt noch.“ „Wird der Strom, nachdem der Zerfallsprocess erst eine ganz kurze Strecke vorgerückt ist, geöffnet, so wird der Process sofort sistirt, während an der Kathode nun mit einem Ruck eine ebensolche Ausbuchtung von körnig zerfallenem Protoplasma hervorbricht, wie im Moment der Schliessung an der Anode. Doch schreitet an der Kathode dieser Process nach der Oeffnung nicht weiter fort.“ Ist dann nur noch ein kleiner Rest unzerstörten Plasmas vorhanden, so bildet sich aus demselben ein neues kleineres Individuum. Bei Anwendung schwächerer Ströme beginnt die Anodenerregung bisweilen erst nach einem langen Latenzstadium (1 Minute und mehr) zu wirken. Sehr auffallend gestaltet sich nach Verworn bei Pelomyxa die Wirkung inducirter, sowie kurz dauernder Kettenströme, indem bei einer gewissen Intensität derselben immer nur kathodische Oeffnungserregung erfolgt, während die anodische Schliessungserregung erst bei Strömen von längerer Dauer hervortritt. Es würde sich demnach hier nicht nur um einen Gegensatz zum Muskel in Bezug auf das polare Erregungsgesetz handeln, sondern auch hinsichtlich der Abhängigkeit der Schliessungs- und Oeffnungserregung von der Dauer des Reizstromes.

Verschiedene Amoebenformen, welche Verworn untersuchte (A. limax, verrucosa und diffluens), zeigten scheinbar ein wesentlich verschiedenes Verhalten wie Pelomyxa, indem es wenigstens bei den angewendeten Stromstärken nicht zur Zerstörung an dem der Anode zugewendeten Körperpole kam, sondern nur zu einer Ausstülpung (Pseudopodienbildung) auf Seite der Kathode. In der Regel findet bei Schliessung des constanten Stromes zunächst eine

momentane Sistirung der Körnchenströmung statt, bis plötzlich an dem vorderen Ende der Amoebe ein hyalines Pseudopodium hervorbricht, das gerade nach der Kathode gerichtet ist. Dieses streckt sich (bei A. limax) ziemlich lang aus und nimmt den ganzen Leibesinhalt in sich auf, so dass die Amoebe schliesslich in ihrer normalen Keulenform in der Richtung des Stromes gerade auf die Kathode zu kriecht. Wird der Strom während dieser Zeit plötzlich gewendet, so findet bei stärkeren Strömen eine ruckweise Umkehr der Körnchenströmung nach der entgegengesetzten Richtung statt, wodurch auch wieder die Richtung des Kriechens eine entgegengesetzte wird. Durch abwechselndes Wenden des Stromes kann man so die Amoebe mit voller Sicherheit fortwährend zur Umkehr zwingen. Es ist nicht schwer, zu zeigen, dass es sich auch hier im Grunde um dieselben Wirkungen handelt, wie bei Actinosphaerium, Polystomella und Pelomyxa, obschon unmittelbar sichtbare Erregungserscheinungen vollkommen fehlen. Wenn man das Varicöswerden der Pseudopodien, das Einziehen derselben, sowie den schliesslichen partiellen Zerfall des Körperplasmas als Folgewirkungen der Erregung auffassen darf, was sicher nicht bezweifelt werden kann, so ergeben sich aus den mitgetheilten Beobachtungen zwei wichtige Folgerungen: Erstlich der Satz, dass der elektrische Strom auch das Protistenplasma wie den Muskel nur polar erregt, wobei jedoch in Bezug auf die Localisation der Erregungserscheinungen ein gerade entgegengesetztes Verhalten hervortritt, indem bei Schliessung des Stromes an der Anode, bei der Oeffnung dagegen an der Kathode Erregung erfolgt. Ueberaus klar und überzeugend macht sich ferner die Thatsache geltend, dass nicht nur im Momente des Entstehens und Verschwindens, sondern während der ganzen Dauer der Schliessung, sowie einige Zeit nach Oeffnung des Stromkreises der Vorgang der Erregung ausgelöst wird, der sich hier nicht eigentlich durch eine Contraction in demselben Sinne wie beim Muskel, sondern durch ein centripetal gerichtetes Rückströmen des Plasmas äussert, das unter Umständen zu einer localen Zerstörung der äussersten Schichte führen kann. Die Verschiedenheiten der Erscheinung des schliesslichen Plasmazerfalls bei den einzelnen Formen erklären sich hinreichend aus der verschiedenen Zusammensetzung und Consistenz des Protoplasmas in jedem einzelnen Falle. Unter Umständen können nun, wie gerade bei Amoeben, die sichtbaren Formänderungen gänzlich fehlen, die Erregung bleibt „latent“. Aber auch dann weisen die Richtungsbewegungen des ganzen Plasmakörpers zwingend auf das Vorhandensein einer polaren Erregung hin. Dass eine solche unter Umständen zu einer Axeneinstellung des Protistenkörpers führen kann, ist leicht ersichtlich. Zunächst ist zu bemerken, dass auch andere Reize, wie beispielsweise Licht, Wärme, chemische Substanzen, erfahrungsgemäss einen richtenden Einfluss ausüben, wenn dieselben örtlich einwirken oder doch an verschiedenen Stellen des reizbaren Substrates verschiedene Intensität zeigen. So veranlassen gewisse Lichtstrahlen (namentlich die kurzwelligen) manche Flagellaten, sowie die Schwärmsporen vieler Algen, sich innerhalb der Richtung der einfallenden Strahlen entweder zur Lichtquelle hin oder von ihr fort zu bewegen (positiver und negativer Heliotropismus), und eine ana-

loge Wirkung hat Pfeffer an Bakterien und Flagellaten für lösliche chemische Stoffe nachgewiesen, indem die betreffenden Organismen diese Stoffe aufsuchen oder fliehen, sich positiv oder negativ chemotropisch verhalten. In allen diesen Fällen handelt es sich, wie Verworn richtig bemerkt, um eine polare Erregung der Protisten durch die betreffenden Reize, welche eine Axeneinstellung der Organismen nach der durch den Reiz oder richtiger den Intensitätsunterschied des Reizes bestimmten Richtung bewirkt. Gehen wir von der Annahme aus, dass bei Durchströmung einer Amoebe die Schliessungserregung wie bei andern Rhizopoden primär an der Anode erfolgt, so kann eine auf dem Vorwärtsströmen des Plasmas beruhende Pseudopodienbildung naturgemäss nur auf Seite der Kathode stattfinden, womit die Vorwärtsbewegung in bestimmter Richtung ohne Weiteres gegeben ist.

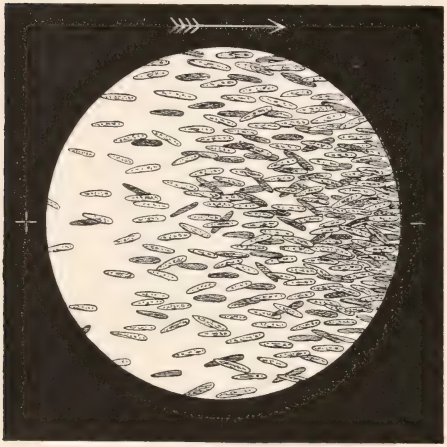


Fig. 99. Galvanotropismus von Paramaecium aurelia. (Nach Verworn.)

Noch deutlicher zeigt sich diese richtende Wirkung des Stromes („Galvanotropismus") bei vielen rascher beweglichen ciliaten Infusorien, sowie bei Flagellaten. Bringt man zwischen die schon beschriebenen Leistenelektroden auf den Objectträger einige Tropfen eines reichlich Paramaecium enthaltenden Heuaufgusses, und schliesst man nun einen hinreichend starken Kettenstrom, so zeigt sich, wie Verworn fand, folgende Erscheinung, die am besten mit blossem Auge oder bei Lupenvergrösserung wahrgenommen wird. „Im Moment der Schliessung drehen sich sämmtliche Paramaecien wie auf Commando mit dem vorderen Körperpol nach der negativen Elektrode, und der ganze Haufe schwimmt mit gleichmässiger Geschwindigkeit auf dieselbe zu (Fig. 99). In ganz kurzer Zeit ist die Anodenseite des Tropfens vollständig frei von Paramaecien, nicht ein einziges ist mehr zurückgeblieben, dagegen ist der ganze Haufe jetzt in dichtem Gedränge an der Kathode versammelt. So lange der Strom geschlossen bleibt, verharren die Protisten hier, wird der Strom aber geöffnet, so wenden sich sofort alle Paramaecien wieder mit ihrem vorderen Körperende nach der Anode zu und schwimmen in der Richtung auf diese los. Wieder nach kurzer Zeit ist die Kathode verlassen, und der grösste Theil hat sich an der Anode angesammelt. Die Ansammlung wird jedoch jetzt keine so vollständige, wie nach der Schliessung an der

Kathode, sondern die Paramaecien beginnen bald wieder nach allen Richtungen hin durch einander zu schwimmen; und es dauert nicht lange, so ist die gleichmässige Vertheilung im Tropfen wieder hergestellt. So oft man den Strom wieder schliesst, tritt dieselbe Erscheinung mit derselben Präcision ein." Dass es sich dabei wirklich um eine vitale Erscheinung handelt, lässt sich leicht zeigen, indem man den Versuch wiederholt, nachdem die Thiere durch Chloroform oder Aether abgetödtet worden sind.

Wendet man statt des Reizkästchens unpolarisirbare Elektroden mit Spitzen aus gebranntem Thon an, welche direct in den infusorienhaltigen Wassertropfen eintauchen, so zeigt sich die bemerkenswerthe Erscheinung, dass sich nun alle Paramaecien im Moment der Schliessung mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Stromcurven einstellen und in den Bahnen derselben nach der Kathode hinüberschwimmen, so dass die am äussersten Rande des Tropfens befindlichen Individuen eine nahezu halbkreisförmige Bahn zurücklegen.

Wird die Stromesrichtung oft gewechselt, so kann man die Paramaecien zu fortwährender Umkehr bald nach dieser, bald nach jener Seite veranlassen. Schnell wechselnde Ströme bewirken aber, wie leicht ersichtlich, überhaupt keinerlei bestimmte Schwimmrichtung und daher auch keine locale Ansammlung der Protisten. Obschon nun von vornherein kein Zweifel darüber bestehen kann, dass es sich hier, gerade wie bei den vorhin genannten Amoeben, um einen durch latente Schliessungserregung an der Anode bedingten „Galvanotropismus" handelt, so lässt sich dies doch auch ganz direct durch entsprechende Versuche an anderen Infusorien nachweisen, welche dem Strome gegenüber minder resistenzfähig sind, als Paramaecium aurelia. So ist es Verworn gelungen, bei Paramaecium bursaria, das bei schwächeren Strömen ebenso ausgezeichnet galvanotropisch ist, wie P. aurelia, durch Anwendung sehr starker Ströme, ähnlich wie bei den oben erwähnten Rhizopoden, eine sichtbare Zerstörung des einen Körperpoles herbeizuführen, und zwar stets der Anode, also des beim Schwimmen nach hinten gerichteten Poles. „Bei Schliessung des Stromes tritt zunächst, wie gewöhnlich, Axeneinstellung ein, und während nun das Protist nach der Kathode hinüber zu schwimmen beginnt, tritt am hinteren Körperpol eine hyaline Masse hervor, die sich langsam vergrössert." Dass es sich dabei um ein Analogon des Zerfalls auf der Anodenseite von Actinosphaerium und Pelomyxa handelt, dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein. Noch leichter gelingt es, dieselbe Wirkung bei Bursaria truncatella zu erzielen, wo schon bei Anwendung mässig starker Ströme ein körniges Zerfliessen des anodischen Körperendes eintritt, das, solange der Strom geschlossen bleibt, fortschreitet, bis das ganze Thier in einen durch klebrige Massen nur locker zusammengehaltenen Körnerhaufen zerfallen ist. Dabei haben diese schwerfälligen grossen Infusorien besonders bei stärkeren Strömen meist gar nicht Zeit, erst ihre Axe einzustellen, sondern der Zerfall ergreift jede beliebige Seite des Körpers, die gerade im Momente der Schliessung der Anode zugekehrt ist (Verworn).

Aehnlich wie die genannten verhalten sich nun noch eine grosse Zahl anderer von Verworn untersuchter ciliater Infusorien, sowie einige Flagellaten (Peridinium tabulatum und Trachelomonas hispida). Dagegen übt bei einigen anderen Protisten-

formen der Strom einen richtenden Einfluss im gerade entgegengesetzten Sinne aus, wie in den bisher besprochenen Fällen. Bezeichnet man demnach eine nach der Kathode hingerichtete Schwimm- (oder Kriech-) Bewegung als negativen Galvanotropismus, so würde als positiver Galvanotropismus die Einstellung mit dem Vorderende und das Schwimmen nach der Anode hin zu bezeichnen sein. Ein solches Verhalten fand Verworn bei Opalina ranarum, sowie bei gewissen Flagellaten, besonders Polytoma uvella und Cryptomonas erosa. Bemerkenswerth ist ferner die von Verworn als „tranversaler Galvanotropismus" beschriebene Erscheinung, dass gewisse, sehr gestreckte Infusorien (so das 2 mm lange Spirostomum ambyguum) sich mit ihrer Längsaxe senkrecht zu den Stromfäden stellen (vielleicht wegen mangelnder Erregung bei Querdurchströmung). Sieht man von diesen vereinzelten Fällen ab, die noch eines eingehenderen Studiums bedürfen, so darf man behaupten, dass die oben aufgestellten Sätze betreffs der elektrischen Erregung des Protistenplasmas für die grosse Mehrzahl der untersuchten Formen Geltung haben, wodurch dieselben in einen eigenthümlichen und gewiss höchst bemerkenswerthen Gegensatz zu allen Muskelelementen, sowie auch zu den Nerven treten. Die naheliegende Annahme, dass das polare Erregungsgesetz im Sinne Pflüger's für jedes irritable Plasma ohne Ausnahme Geltung hat, erscheint hierdurch endgültig widerlegt.

Fig. 100. Froscheier in einer Schale mit Wasser von den beiden geraden, die senkrecht eingesetzten Elektroden markirenden Strichen aus durchströmt. Die Polfelder dunkel. (Nach Roux.)

An die im Vorstehenden erörterten Thatsachen schliessen sich naturgemäss die interessanten Beobachtungen von Roux über „morphologische Polarisation" von Eizellen an (48). In der Absicht, festzustellen, ob der elektrische Strom die Richtung der ersten Theilung des Eies zu beeinflussen vermag, setzte Roux ein etwa 4 cm langes gerades Band von Froschlaich mit bereits befruchteten Eiern der Wirkung eines starken, zu Beleuchtungszwecken dienenden Wechselstromes von 100 Volt Spannung aus, wobei schon nach 10 Minuten an jedem Ei eine senkrecht stehende, das Ei halbirende Furche hervortritt, welche überall rechtwinklig zur Stromesrichtung orientirt war. Schon vorher lässt sich eine deutliche Scheidung der Oberfläche in drei Felder constatiren, welche durch zwei parallele, kreisförmige Grenzlinien gesondert sind, ein äquatoriales Gürtelfeld ohne erkennbare Veränderungen, und zwei den Elektroden zugewendete Polfelder mit veränderter, verfärbter Oberfläche. Wurde statt eines einzigen Bandes von Froschlaich eine einfache Lage von Eiern durchströmt, welche den

Boden einer runden Schale bedeckten, wobei die Elektroden an zwei einander entgegengesetzten Stellen des Randes angelegt waren, so markiren die Aequatorgürtel oder richtiger ihre Grenzlinien gegen die Polfelder sämmtlicher Eier Curven, welche alle rechtwinklig zu der mittleren, geraden Verbindungslinie der Elektroden beginnen (Fig. 100), um sich dann, die zunächst liegende Elektrode im Bogen umziehend, unter allmählicher Vergrösserung ihres Abstandes gegen den Rand der Schale zu wenden und hier wieder im rechten Winkel zur Umrandung zu enden. Die Krümmung der Curven ist unmittelbar neben den Elektroden am grössten und nimmt bis zu der in gerader Richtung senkrecht auf die Elektrodenaxe verlaufenden Mittellinie allmählich ab. Wie schon die blosse Betrachtung zeigt, kann es nicht zweifelhaft sein, dass man es hier mit Linien gleicher Spannung, beziehungsweise durch dieselben markirten äquipotentialen Flächen des ganzen elektrischen Feldes zu thun hat. Bei den einer einzelnen Spannungslinie entsprechenden Eiern nimmt die Breite der Aequatorflächen mit der Entfernung von der geraden Verbindungslinie der Elektroden zu, so dass die dem Schalenrand zunächst liegenden Eier die kleinsten Polfelder und zugleich die grössten Aequatorflächen darbieten. Fasst man das geschilderte Verhalten jedes einzelnen Eies gegenüber dem Wechselstrome ins Auge, so ist eine gewisse Analogie mit den früher geschilderten Erscheinungen an Actinosphaerium unter gleichen Verhältnissen nicht zu verkennen, und denkt man sich etwa derartige Protisten in der Grösse von Froscheiern bei gleicher Anordnung in wechselnder Richtung durchströmt, so würden nach Zerfall der „Polflächen“ die übrig bleibenden Mittelscheiben voraussichtlich eine ähnliche Anordnung entsprechend den Spannungslinien erkennen lassen, wie die Eiäquatoren in dem Roux'schen Versuch.

Diese Uebereinstimmung erstreckt sich aber auch auf die Verschiedenheit der Wirkungsweise beider Pole, was natürlich nur bei Behandlung mit dem Gleichstrom hervortritt. Bei gleicher Anordnung wie vorher entwickelt sich, wie Roux zeigte, an reifen, unbefruchteten Eiern „in weiter, die Mittellinie des elektrischen Feldes überschreitender Umgebung der positiven Elektrode bloss ein grosses, grau verfärbtes, der Anode zugewendetes Polfeld, und bloss die der Kathode nächsten zwei Reihen Eier hatten ein verfärbtes, kathodisch gelegenes Polfeld unter Fehlen eines anodischen“. Dieses letztere entsteht auch immer später und die Veränderungen sind viel geringer als am positiven Felde. Bei schwächeren Strömen entsteht auf der negativen Seite des Eies überhaupt kein Polfeld.

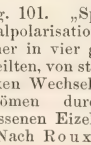


Fig. 101. „Specialpolarisation“ einer in vier getheilten, von starken Wechselströmen durchflossenen Eizelle. (Nach Roux.)

Wenn man die geschilderten Stromeswirkungen nun auch nicht direct als Erfolge einer elektrischen Erregung des Eiplasmas wird bezeichnen wollen, so handelt es sich dabei doch, wie es scheint, um eine specifische Reaction der noch lebenden oder wenigstens annähernd normalen Eizelle, wenngleich die Entwicklungsfähigkeit nicht nothwendig erhalten zu sein braucht. An Massen frisch ausgetretener Eisubstanz konnte Roux niemals Polfelderbildung nachweisen.

Interessant gestaltet sich auch das Verhalten von Eiern, welche

sich bereits in verschiedenen Stadien der Furchung befinden. Sowohl an dem in zwei und mehr Zellen getheilten Ei (Fig. 101), wie auch im Morulastadium und auch noch an der in zahlreiche kleine Zellen zerlegten Blastula zeigt nämlich jede einzelne Zelle der Oberfläche bei Durchströmung des ganzen Gebildes eine „Specialpolarisation", indem „die bloss an den Polseiten des Eies liegenden Zellen je ein von aussen sichtbares Polfeld erhalten, welches dem Pole dieser Seite des Eies zugewendet ist, während der Aequator den distal vom Pol gelegenen Theil der freien Oberfläche der Zelle einnimmt". Bei weiter vorgeschrittener Theilung in immer kleinere und weniger vorspringende Zellen bei älteren Blastulae und der Gastrula kommt es dagegen unter denselben Verhältnissen wieder zur Bildung eines Gesammtäquators zwischen zwei Gesammtpolfeldern, indem ein Gürtel von den Polen am weitesten abgelegener Zellen unverändert bleibt. Es scheint, dass die Specialpolarisation der einzelnen Zellen früherer Furchungsstadien an „eine mit der Vitalität derselben schwindende Eigenschaft geknüpft ist", da jeder Eingriff, welcher geeignet erscheint, die Lebensenergie des Eies zu schwächen, auch die Entstehung von Specialpolfeldern theilweise oder ganz verhindert, ohne zunächst die charakteristische „Totalpolarisation" des ganzen Zellaggregates zu beeinträchtigen. So beobachtete Roux an gefurchten Eiern nach schwacher Vergiftung mit Carbolsäure, wodurch ihre äussere Form nicht wesentlich verändert wurde, dass zwar im ersten Momente der Durchströmung Specialpolfelder entstanden, dieselben dehnten sich aber sehr rasch über die ganze direct von den Stromfäden getroffene Zelloberfläche aus, so dass nun jederseits „ein einheitliches, aber im Bereiche der oberen Hemisphäre aus gerundet vorspringenden Zellen bestehendes Polfeld entsteht; und zwischen beiden liegt der von zwei durchgehenden, parallelen Linien begrenzte „Generaläquator". Bei etwas stärkerer Vergiftung tritt dann überhaupt keine Reaction ein. Aehnliche Veränderungen lassen sich auch durch verschiedene hohe Temperaturen herbeiführen.

Während kurzes Einlegen ungefurchter Eier oder Morulae in Wasser von 39—45° C. die Reactionsfähigkeit bedeutend steigert, hat eine längere Einwirkung der Wärme den umgekehrten Erfolg, und die Morulae bilden unter diesen Umständen keine Specialpolfelder mehr, sondern nur die beiden „Generalpolfelder" getrennt durch einen Aequator. Auch diese Erfahrungen im Verein mit der weiteren Thatsache, dass auch Abkühlung der Eier die Reaction auf den Strom sehr erheblich verzögert, weisen darauf hin, dass man es hier mit einem vitalen Phänomen zu thun hat, dessen weitere Erforschung gewiss noch mancherlei Aufschluss über das eigentliche Wesen der polaren Stromeswirkungen verspricht.

Uebersicht der Ergebnisse.

Fassen wir nunmehr die Resultate der im Vorstehenden ausführlich mitgetheilten Untersuchungen über die sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Reizung verschiedener contractiler Substanzen zusammen, so werden sich zugleich gewisse Gesichtspunkte ergeben, von denen aus es möglich erscheint, wenigstens einigermaassen begründete Vermuthungen hinsichtlich der eigentlichen Wirkungsweise des Stromes

zu gewinnen. Vor Allem ist zu bemerken, dass sich das von Du Bois-Reymond seiner Zeit, allerdings nur mit Rücksicht auf die elektrische Reizung motorischer Nerven, aufgestellte allgemeine Gesetz der Erregung, welches in der Folge auch für die directe Reizung contractiler Substanzen als geltend angesehen wurde, als den Thatsachen nicht entsprechend erwiesen hat. Es kann dasselbe daher auch nicht wohl zur Grundlage theoretischer Erwägungen in Bezug auf das eigentliche Wesen der elektrischen Erregung gemacht werden. Bekanntlich lautet das Gesetz in seiner ursprünglichen Fassung folgendermaassen:

„Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv (beziehungsweise Muskel, contractiles Plasma überhaupt) mit Zuckung des zugehörigen Muskels (beziehungsweise Erregung überhaupt) antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren."

Wenn auch zuzugeben ist, dass in vielen Fällen, und insbesondere bei allen rasch reagirenden, die Erregung dem entsprechend auch rasch leitenden contractilen Substanzen, der Reizerfolg (insoweit er sich durch sichtbare Gestaltveränderungen verräth) vorzugsweise im Momente des Entstehens oder Verschwindens des Stromes sich geltend macht (Schliessungs- und Oeffnungszuckung), so kann es doch andererseits nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass der elektrische Strom in jedem Falle während der ganzen Dauer seines Fliessens jene Veränderungen der irritablen Substanzen bewirkt, welche einerseits der Erregung, andererseits dagegen antagonistischen Hemmungsvorgängen zu Grunde liegen. In vielen Fällen sind sogar diese Dauerwirkungen überhaupt die einzigen, welche im Gefolge der elektrischen Reizung hervortreten (glatte Muskeln, viele Protisten). Ströme von zu kurzer Dauer bleiben dann wirkungslos, und es lässt sich dies, wie gezeigt wurde, auch für quergestreifte Muskeln bei Anwendung geeigneter Versuchsmethoden nachweisen. Der Strom muss, um erregend zu wirken, unter allen Umständen eine gewisse und zwar um so grössere Dauer besitzen, je geringer die Erregbarkeit und je langsamer die Reaction des betreffenden Plasmas ist. Ebenso wenig, wie bei der Schliessung des Stromes die Erregung nur eben den Moment des Entstehens begleitet, ist dies der Fall bei Oeffnung des Stromkreises; auch die Oeffnungserregung überdauert erheblich das Verschwinden des Stromes.

Der maassgebende Einfluss, welchen die Erscheinung der Schliessungs- und Oeffnungszuckung des quergestreiften Muskels von Anfang an auf die ganze Auffassung und theoretische Beurtheilung der Stromeswirkung gewonnen hat, macht es nothwendig, an dieser Stelle nochmals die Frage zu berühren, welche Bedingungen überhaupt für das Zustandekommen einer Contractionswelle erfüllt sein müssen. Die Erfahrung lehrt, dass, wenn eine Welle, d. h. eine merkliche Zuckung des ganzen längsdurchströmten Muskels, entstehen soll, erstlich die Grösse des Reizes eine gewisse minimale Grenze überschreiten muss. Ist der Reiz zu schwach, so bleibt die Contrac-

tion entweder nur local oder verbreitet sich nur über einen beschränkten Abschnitt des Muskels durch Leitung von Querschnitt zu Querschnitt, um schliesslich in Folge des „Decrementes" zu erlöschen. Die zweite, durch die Erfahrung unmittelbar gegebene Bedingung der Fortpflanzung der Erregung ist ferner eine gewisse Raschheit des Entstehens derselben in der nöthigen Grösse. Die Veränderungen an der Stelle der directen Reizung müssen hier plötzlich einen entsprechend hohen Grad erreichen, dann erst überträgt sich die Erregung auf benachbarte Querschnitte, und diese wirken nun ihrerseits in gleicher Weise auf ihre Nachbarn. Dass dem so ist, ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass es leicht gelingt, einen selbst sehr starken Kettenstrom in einen Muskel hineinzuschleichen, ohne dass sichtbare Erregungserscheinungen eintreten, wobei die allmählich zunehmende locale Ermüdung an der Kathode als ursächliches Moment gewiss wesentlich mit in Betracht kommt. Dies findet seinen Ausdruck nicht allein in der elektrischen Schliessungs- und Oeffnungszuckung, sondern auch in zahlreichen anderen Erfahrungen. So braucht nur daran erinnert zu werden, dass auch eine mechanische, etwa durch Druck verursachte Reizung keine Muskelzuckung veranlasst, wenn sie nur ganz allmählich gesteigert wird.

Alles dies wirft aber zugleich Licht auf die eigentliche Bedeutung des Du Bois'schen Erregungsgesetzes, indem sich zeigt, dass nicht sowohl die örtlichen Veränderungen am Reizorte selbst, sondern vielmehr die Fortleitung des Erregungsvorganges, d. h. die Auslösung einer Reiz-(Contractions-)Welle, von Intensitätsschwankungen des Stromes und deren Steilheit abhängig sind, sofern es sich überhaupt um Objecte mit hinlänglich entwickeltem Leitungsvermögen handelt. Das „allgemeine Gesetz der Erregung" bezieht sich daher nicht sowohl auf den Ablauf des Erregungsvorganges und auf das Zustandekommen der demselben zu Grunde liegenden Veränderungen der erregbaren Substanz am Orte der directen Reizung (der physiologischen Anode und Kathode), sondern vielmehr nur auf die Bedingungen der Fortpflanzung des Erregungsvorganges durch Leitung. In diesem Sinne lässt sich dann das Gesetz auch so ausdrücken:

Fortpflanzung der Erregung vom Orte der directen Reizung findet bei Einwirkung des elektrischen Stromes an geeigneten Objecten in der Regel nur bei genügend raschen Stromesschwankungen statt, mögen dieselben nun von Null oder irgend einem endlichen Werth ausgehen.

Die vergleichende Untersuchung möglichst verschiedener contractiler Substanzen zeigt nun ganz unmittelbar, dass am Orte der directen Reizung selbst während der ganzen Dauer des Stromes wie auch einige Zeit nachher sichtbare Veränderungen bestehen bleiben, deren Bedeutung nur in den Fällen unterschätzt werden könnte, wo sie, wie beispielsweise beim quergestreiften Muskel, gegenüber den Erfolgen der fortgeleiteten Erregung („Zuckung") mehr oder weniger in den Hintergrund treten. Ohne hier näher auf die Frage einzugehen, weshalb in der Regel nur eine Contractionswelle bei Schliessung oder Oeffnung des Stromkreises abläuft, muss doch darauf hingewiesen werden, dass dies unter Umständen auch bei intermittirender

Dauerreizung mit gleichgerichteten, rasch unterbrochenen Strömen geschieht, sowie umgekehrt in andern Fällen dauernde Schliessung eines Kettenstromes einen äusserlich ähnlichen, dauernden Erregungszustand des ganzen Muskels zur Folge haben kann, wie sonst nur intermittirende Reizung. In ersterer Hinsicht zeigten Bernstein und Engelmann, dass, wenn bei rascher Unterbrechung eines Kettenstromes die Pause zwischen je zwei auf einander folgenden Schliessungen unter einen gewissen Werth sinkt, der Erfolg der Reizung quergestreifter Muskeln gleich dem der Schliessung eines constanten Stromes ist; d. h. es läuft nur eine einzige Contractionswelle (Anfangszuckung) von der Kathode ab, an der es dann, wie bei dauernder Schliessung, zu einer localen Dauercontraction kommt. Die Grösse des betreffenden Zeitwerthes nimmt ab mit wachsender Stromstärke und wächst mit abnehmender Reizbarkeit.

Noch leichter lässt sich nach Engelmann dieselbe Thatsache am träge reagirenden Ureter nachweisen, da hier die Pausen zwischen je zwei auf einander folgenden Schliessungsreizen sehr viel grösser sein können, als beim quergestreiften Muskel, ohne dass an dem Erfolge etwas geändert wird, indem nur im Beginn und am Ende der intermittirenden Reizung eine Contractionswelle, ersterenfalls von der Kathode, letzterenfalls von der Anode, abläuft („Anfangs- und Endzuckung"). Unter allen Umständen ist also eine gewisse, bei verschiedenen contractilen Substanzen (deren Leitungsvermögen überhaupt höher entwickelt ist) sehr wechselnde Zeit erforderlich, bevor nach Ablauf einer Contractionswelle die Bedingungen sich wieder herstellen, welche zum Zustandekommen einer neuen Reizwelle erforderlich sind (Engelmann).

Die oben mitgetheilten Erfahrungen über Auslösung rhythmisch auf einander folgender Contractionswellen bei dauerndem Geschlossenbleiben eines Kettenstromes widersprechen dem Gesagten durchaus nicht. Offenbar kommt es, ganz allgemein ausgedrückt, nur auf die Wiederherstellung eines ursprünglich vorhandenen Zustandes der erregbaren, leitungsfähigen Substanz an, wenn während des Fortbestehens einer stetig wirkenden Reizursache neuerdings eine Contractionswelle ablaufen soll.

Dies wird aber, sofern nur das Verhältniss und der zeitliche Verlauf der Assimilations- und Dissimilationsprocesse der lebenden Substanz entsprechende sind, ebensowohl dann der Fall sein können, wenn es sich um eine intermittirende Reizung handelt, wie im Falle einer stetig fortwirkenden Erregungsursache. In letzterer Beziehung braucht bloss auf das so weitverbreitete Vorkommen rhythmischer Bewegungsvorgänge verwiesen zu werden, die in vielen Fällen nachweislich auf der Fähigkeit gewisser Plasmaarten beruhen, einen stetigen Reiz in rhythmische Erregung umzusetzen. Von dem nicht weiter differenzirten Plasma der Protisten (contractile Vacuolen) bis zu den quergestreiften Muskeln hinauf findet man dieses Vermögen mehr oder weniger entwickelt, doch machen sich gradweise Unterschiede bemerkbar. So sehen wir auch den ganglienfreien Herzmuskel nicht nur bei gleichmässig andauernder mechanischer oder chemischer Reizung, sondern auch unter dem Einfluss des constanten Stromes rhythmisch pulsiren, und dasselbe gilt, wenn auch in viel geringerem Grade, vom quergestreiften Stammesmuskel. Ohne auf die Frage nach der eigentlichen Ursache der

Rhythmicität in diesen und andern Fällen näher einzugehen, soll hier nur noch besonders betont werden, dass gerade auch das Vorkommen rhythmisch wiederholter Contractionen während dauerndem Geschlossensein des Stromes einen sehr überzeugenden Beweis dafür liefert, das bei elektrischer Reizung der Vorgang der Erregung dauernd ausgelöst wird. Von grosser Bedeutung sind in dieser Beziehung auch gewisse, später näher zu erörternde elektromotorische Folgewirkungen der Durchströmung von Muskeln, welche man seit Du Bois unter dem Namen der secundär elektromotorischen Erscheinungen zusammenzufassen pflegt.

Als zweite fundamentale Thatsache das ganzen Gebietes ist das Gesetz von der ausschliesslich polaren Wirkung jedes wie immer erzeugten elektrischen Stromes zu bezeichnen, dem zu Folge der Erregungsvorgang beim Entstehen und während der Schliessungsdauer des Reizstromes in der Mehrzahl der Fälle primär nur an der physiologischen Kathode, beim Verschwinden und nach Oeffnung des Kreises aber nur an der physiologischen Anode ausgelöst wird. Eine bemerkenswerthe Ausnahme in Bezug auf die erwähnte Localisation der Erregung bei elektrischer Reizung bilden, wie gezeigt wurde, viele, ja vielleicht die Mehrzahl der Protisten, bei welchen die Erregung zwar auch streng polar erfolgt, aber bei der Schliessung an der Anode, bei der Oeffnung an der Kathode localisirt erscheint; auch die Beobachtungen von Roux über die morphologische „Polarisation" von Eizellen würden sich hier anreihen. In vielen Fällen lassen sich ferner durch entsprechende sichtbare Gestaltveränderungen ebenso gesetzmässige erregungshemmende Wirkungen des Stromes nachweisen, welche gleichzeitig mit den Erregungserscheinungen auftreten, aber an dem entgegengesetzten Pole localisirt sind. Der kathodischen Schliessungserregung entspricht daher gleichzeitig eine anodische Schliessungshemmung, der anodischen Oeffnungserregung eine kathodische Oeffnungshemmung. Es zeigen also sowohl die gleichzeitig vorhandenen polaren Stromeswirkungen, beziehungsweise Nachwirkungen, wie auch die nach einander am gleichen Pole hervortretenden Wirkungen im Allgemeinen antagonistischen Charakter, was sich insbesondere auch in dem gegensätzlichen Verhalten der „elektrotonischen" Erregbarkeitsveränderungen an den physiologischen Polen ausprägt, die es ermöglichen, namentlich die Hemmungswirkungen auch in solchen Fällen nachzuweisen, wo wegen Mangels eines tonischen Erregungszustandes eine sichtbare Gestaltveränderung nicht hervortritt. Soweit sich aus Versuchen an Muskeln schliessen lässt, scheint der Strom, wenn seine Stärke gewisse Grenzen nicht überschreitet, die intrapolare Strecke zu durchsetzen, ohne merkliche Veränderungen innerhalb derselben hervorzurufen. Unter gewissen Umständen treten allerdings in der Umgebung der physiologischen Pole, und zwar während der Schliessung der Anode, nach der Oeffnung der Kathode Erregungserscheinungen hervor, welche aber wohl nur durch Stromschleifen und Bildung secundärer Elektrodenstellen bedingt sein dürften und denen daher gleichzeitig antagonistische Veränderungen (Hemmungen) in der Umgebung des anderen Poles entsprechen.

Die Fortdauer der erregenden bezw. hemmenden Wirkungen des Stromes während der Schliessungszeit, sowie die polare Beschränktheit

und der Antagonismus derselben lassen es zweifellos erscheinen, dass die Erfolge der elektrischen Reizung nur eine besondere Aeusserung der beginnenden Elektrolyse der lebenden Substanz darstellen. Dann wird es auch im Allgemeinen verständlich, dass sich die anodischen und kathodischen Veränderungen in ihrer Wirkung aufheben, wenn sie, wie bei einer Querdurchströmung an den gegenüber liegenden Längsseiten einer Muskelfibrille oder überhaupt eines sehr schmalen Streifens contractiler Substanz (etwa eines Pseudopodiums) erzeugt werden. Es widerspricht dieser Auffassung auch nicht, dass die der Erregung zu Grunde liegenden Veränderungen bei gewissen Plasmaarten nicht an der Kathode, sondern im Gegentheil an der Anode localisirt erscheinen; denn offenbar hängt dies nur von der Qualität der erregbaren Substanz ab, die nicht nothwendig in allen Fällen dieselbe zu sein braucht. Diese flüchtigen Andeutungen mögen an dieser Stelle genügen; es wird unsere Aufgabe sein, später nochmals im Zusammenhang auf die Theorie der elektrischen Erregung, soweit sich eine solche zur Zeit aufstellen lässt, näher einzugehen.

LITERATUR.

1. **E. Hering,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. II. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth.)
2. **Tigerstedt,** Du Bois Arch. Supplement. 1885. p. 209.
3. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCI. III. Abth. 1885.)
4. **A. Fick,** Beiträge zur vergleich. Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig 1863.
5. **Engelmann,** Pflügers Arch. III. p. 263 ff.
6. **Erb,** Arch. für klin. Med. IV. p. 535 und V. p. 42.
   Neumann, Deutsche Klinik. 1864. No. 7.
   Neumann, Königsberger med. Jahrb. IV. 1864. p. 93.
   Neumann, Archiv für Anatomie und Physiologie. 1864. p. 554.
   Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LVI. 1867. p. 594. LVIII. 1868.
7. **A. Fick,** Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. Braunschweig 1864.
8. **W. Wundt,** Zur Lehre von der Muskelbewegung. p. 122.
9. **B. Morgen,** Ueber Reizbarkeit und Starre der glatten Muskeln. (Untersuchungen aus dem physiolog. Institut der Universität Halle. II. Heft. 1890.)
10. **H. v. Bezold,** Untersuchungen über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln. 1861.
11. **C. Eckhardt,** Beiträge zur Anat. und Physiol. III. p. 147.
12. **Foster** and **Dew-Smith,** Journ. of anat. and physiol. 10. p. 737.
    Scherhey, Du Bois Arch. 1880. p. 259.
    R. Neumann, Pflügers Arch. 39. p. 403.
13. **E. Hering,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. I. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth. 1879.)
14. **W. Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. XI. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXVII. III. Abth. 1883.)
15. **C. Sachs,** Du Bois Arch. 1874. p. 57.
16. **C. Leicher,** Untersuchungen aus dem physiolog. Institut der Universität Halle. I. Heft. p. 5.
17. **Luchsinger,** Pflügers Arch. XII. p. 152.
18. **Tschirjew,** Du Bois Arch. 1877. p. 489.

19. **J. Albrecht, Meyer** und **Giuffrè**, Pflügers Arch. 21. p. 462 ff.
20. **Aeby**, { Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit u. s. w. Braunschweig 1862. p. 58.
Arch. für Anat. und Physiol. 1867. p. 688.
21. **M. Schiff**, Moleschotts Untersuchungen. V. p. 181 ff.
22. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 47. 1890. p. 250 f.
23. **E. Brücke**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXX. III. Abth. 1874.
24. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. III. (Sitzungsberichte der Wiener Academie.)
25. **Regeczy**, Pflügers Arch. 43. 1888. p. 533.
26. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- u. Muskelphysiol. IV. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth.)
27. **Engelmann**, Pflügers Arch. 26. p. 191.
28. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XLV. 1889. p. 593.
29. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 46. 1890. p. 398.
30. **M. Fürst**, Pflügers Arch. 46. 1890. p. 367 ff.
31. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 45. 1889. p. 369.
32. **Schillbach**, Virchows Arch. 1887. p. 109.
33. **Lüderitz**, Pflügers Arch. XLVIII. p. 1 ff.
34. **Hillel Jofè**, Recherches physiologiques sur l'action polaire des courants electriques. These inaug. Genève 1889.
35. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XIV. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXIX. III. Abth. 1884.)
36. — — Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)
37. **W. Kühne**, Arch. für Anat. und Physiol. 1860. p. 542.
38. **E. Du Bois-Reymond**, Ges. Abhandlungen. I. p. 126.
39. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 39. p. 603.
40. **Jendrassik**, Du Bois Arch. für Physiol. 1879. p. 300.
41. **Regeczy**, Pflügers Arch. XLV.
42. **L. Hermann**, Pflügers Arch. XXX.
43. **R. Heidenhain**, Physiolog. Studien.
44. **J. Rosenthal**, Zeitschr. für rat. Med. 3. III. p. 132.
45. **Hermann's** Handbuch der Physiologie. I. 1. p. 365 ff.
46. **W. Kühne**, Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig 1864.
47. **M. Verworn**, Pflügers Arch. XLV und XLVI.
48. **Roux**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. CI. III. Abth. 1892.

D. Die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln.

Die in Form chemischer Spannkraft in den Muskeln, wie überhaupt in jeder lebendigen Substanz aufgespeicherte potentielle Energie liefert im Allgemeinen drei Formen lebendiger Kraft, und zwar mechanische Arbeit (Massenbewegung), Molekularbewegung der Wärme und Elektricität. Unter diesen spielt die erstere, sofern es sich um echte Muskelzellen handelt, weitaus die wichtigste Rolle und ist als deren eigentliche und specifische Leistung anzusehen. Dem gegenüber tritt die Wärmebildung bei Weitem nicht so sehr in den Vordergrund, obschon sie, zumal bei den Warmblütern, eine ausserordentlich wichtige Rolle im Haushalt des Organismus zu spielen berufen ist. Die Elektricitätsentwicklung endlich, welche uns im Folgenden allein zu beschäftigen haben wird, tritt, abgesehen von einer verschwindend kleinen Zahl von Ausnahmsfällen, so sehr zurück gegenüber den beiden andern Formen lebendiger Kraft, dass es der feinsten Hülfsmittel und der empfindlichsten Methoden bedarf, um nur überhaupt die Thatsache ihres Vorhandenseins festzustellen. Wenn dem ungeachtet gerade dieses Kapitel der Elektrophysiologie zu den bestgekannten und am sorgfältigsten durchgearbeiteten der Physiologie überhaupt gehört, so liegt dies vor Allem in dem Umstande begründet, dass seit dem Bekanntwerden der wunderbaren Wirkungen des elektrischen Stromes auf reizbare Theile und jenem folgenschweren Streit zwischen Galvani und Volta der Gedanke, es möchten die räthselvollen Erscheinungen der Muskel- und Nerventhätigkeit in irgend einer Beziehung zu der damals nicht minder dunklen Kraft der Elektricität stehen, niemals ganz verschwand. Wenngleich in der Folge die Ueberzeugung bald zum Durchbruch gelangte, dass das, was sich im Nerven zum Muskel fortpflanzt (das „Nervenprincip"), sicher nicht an sich Elektricität ist, so legten doch die später so ausserordentlich rasch fortgeschrittenen Kenntnisse der elektromotorischen Wirkungen gewisser thierischer Theile und insbesondere gerade der Muskeln und Nerven immer wieder die Vermuthung nahe, dass diese Wirkungen nicht ohne Bedeutung für die Function der betreffenden Theile seien.

Leider muss man aber bekennen, dass, ungeachtet der zahllosen Arbeiten und Entdeckungen auf diesem so viel und gern durchforschten Gebiete, ein sehr auffälliger Widerspruch zwischen der Summe von Kenntnissen und Erfahrungen im Einzelnen und der fast gänzlichen Unkenntniss ihrer Bedeutung für die Function der betreffenden Gewebe hervortritt. Ueber das Stadium mehr oder weniger begründeter Vermuthungen sind wir hier noch nicht hinaus gekommen. In gross-

artigster Weise manifestirt sich dagegen die Elektricitätsentwicklung lebender organischer Theile bei jenen wunderbaren Fischen, welche, ausgestattet mit mächtig wirkenden Batterieen, ein einzig dastehendes Beispiel liefern, wie aus unscheinbaren Anfängen, aus Muskeln oder Drüsenzellen, deren elektromotorische Wirkungen nur schwer nachweisbar sind, sich Organe entwickelt haben, deren Bedeutung als mächtige elektrische Schutz- und Angriffswaffen für ihre Träger so unverkennbar hervortritt.

Man kann sich dem Gewichte dieser Thatsache nicht verschliessen und wird das grosse Interesse, welches man seit jeher dem im Folgenden zu behandelnden Zweig der Elektrophysiologie entgegenbrachte, um so berechtigter finden, als durch die grundlegenden Arbeiten Matteucci's, Du Bois-Reymond's, L. Hermann's u. A. hier eine Basis geschaffen wurde, auf welcher weiter zu bauen nicht nur an sich hohen Genuss gewährt, sondern durch die Exaktheit der Methodik auch ein dereinstiges Verständniss der wahren Bedeutung aller Einzelbeobachtungen verbürgt.

Ungeachtet der grossen Bedeutung, welche gerade auf diesem Gebiete der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse zukommt, darf ich von einer Besprechung derselben an dieser Stelle absehen, da es sich doch nur um einen kurzen Auszug jener mustergültigen Darstellung handeln könnte, welche Du Bois-Reymond in seinen classischen „Untersuchungen" davon gegeben hat.

Es soll daher im Folgenden sofort mit der Besprechung der elektromotorischen Wirkungen der Muskeln während der „Ruhe" begonnen werden.

I. Der „Ruhestrom" der Muskeln.

In den Jahren 1840—1843 wurde ziemlich gleichzeitig von C. Matteucci und E. Du Bois-Reymond die Thatsache entdeckt, dass isolirte, quergestreifte Muskeln sich unter gewissen Bedingungen in einer streng gesetzmässigen Weise elektromotorisch wirksam zeigen. Damit war ein grosses Gebiet der Elektrophysiologie erschlossen, dessen weitere Erforschung und Bearbeitung stets eine bewundernswerthe Leistung Du Bois-Reymond's bleiben wird, neben welchem sich später insbesondere Hermann die grössten Verdienste erworben hat. Schneidet man aus der Mitte eines möglichst regelmässigen, parallelfaserigen Froschmuskels (etwa des Sartorius, Gracilis oder Semimembranosus) ein längeres Stück heraus, so erhält man ein sogenanntes Muskelprisma oder einen Muskelcylinder, dessen zwei Endflächen durch künstliche Querschnitte gebildet werden, während die Mantelfläche (der „natürliche Längsschnitt" Du Bois') der wirklichen unversehrten Muskeloberfläche entspricht. Legt man nun unpolarisirbare Elektroden von entsprechender Form der Art an ein solches Muskelprisma an, dass die eine den künstlichen Querschnitt, die andere die Mitte des natürlichen Längsschnittes ableitend berührt, so beobachtet man, wenn sich im Kreise ein hinreichend empfindliches Galvanometer (Multiplicator oder Spiegelbussole) befindet, stets eine sehr starke Ablenkung im Sinne eines Stromes, welcher im ableitenden Bogen vom Längsschnitt zum Querschnitt, im Muskel selbst daher umgekehrt vom Querschnitt zum Längsschnitt fliesst. Da jeder beliebige

Punkt des Längsschnittes, mit jedem beliebigen Punkt des Querschnittes verbunden, immer Ströme in demselben Sinne liefert, so lässt sich allgemein der Satz aufstellen, dass die ganze Mantelfläche des Muskelcylinders positive, jeder Querschnitt dagegen negative Spannung zeigt. Man findet aber bald, dass die Vertheilung dieser Spannungen eine ungleiche ist; denkt man sich den Muskelcylinder durch eine in der Mitte durchgelegte, den Endflächen parallele Ebene in zwei Hälften getheilt, so entspricht dem „Aequator", d. h. der kreisförmigen Durchschnittslinie, an der Manteloberfläche die grösste positive Spannung. Vom Aequator aus nehmen die positiven Spannungen nach beiden Seiten gegen die Endflächen hin ungleichmässig, d. h. gegen die Enden hin schneller, ab, um an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt gleich Null zu werden. Alle Spannungslinien oder isoelektrischen Curven bilden daher parallel dem Aequator verlaufende Kreise. An den Endquerschnitten nimmt die negative Spannung jederseits von der Mitte nach der Peripherie hin ab. Aus dieser Vertheilung der Spannungen lässt sich leicht ersehen, dass die Grösse der Ablenkung je nach der Lage der Fusspunkte des ableitenden Bogens sehr verschieden ausfallen wird, so dass man starke, schwache und unwirksame Anordnungen unterscheiden kann. Es wird offenbar kein Strom entstehen, wenn zwei Punkte des Aequators oder irgend einer ihm parallel verlaufenden isoelektrischen Curve ableitend berührt werden; dies wird auch nicht der Fall sein, wenn von symmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten des Längsschnittes oder entsprechenden Punkten beider Endquerschnitte abgeleitet wird. Dagegen zeigen sich schwache Ablenkungen sowohl bei Ableitung von zwei asymmetrisch zum Aequator gelegenen Längsschnittpunkten, wie auch von zwei asymmetrischen Punkten desselben oder beider künstlichen Querschnitte. Fig. 102 giebt eine schematische Uebersicht aller dieser möglichen Fälle. *a b c d* stellt einen Schnitt durch den Muskelcylinder dar; die Pfeile bezeichnen die Richtung der in den ableitenden Bogen fliessenden Ströme. In den Bogen, welche symmetrische Punkte verbinden, entsteht gar kein Strom.

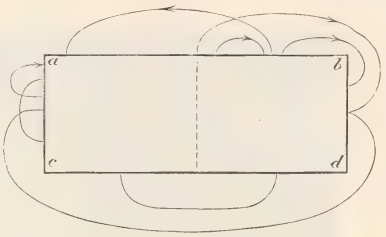


Fig. 102.

Wird die an jedem Punkte einer Längsschnittseite bestehende Spannung durch die Höhe einer Ordinate ausgedrückt, welche auf der Längsschnittseite als Abscisse errichtet wird, so bildet in Folge der rascheren Abnahme der Spannungen nach den Endquerschnitten hin die Verbindungslinie der Gipfelpunkte jener Ordinaten eine beiderseits steil abfallende krumme Linie. Aehnlich verhält es sich auch am Querschnitt (Fig. 103).

Verkürzt man den regelmässigen Muskelcylinder durch Anlegung neuer Querschnitte, so erhält man stets Cylinder (Prismen), welche für sich demselben Gesetze des Muskelstromes folgen; man kann

ferner den Muskel auch parallel seiner Faserung der Länge nach spalten, so dass, wie Du Bois sich ausdrückt, ein künstlicher Längsschnitt entsteht, der sich nun ebenso wie der „natürliche" positiv zum Querschnitt verhält. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass, wenn es möglich wäre, eine einzelne Primitivfaser für sich zu untersuchen, derselbe Gegensatz zwischen Längsschnitt und Querschnitt sich auch hier bemerkbar machen würde. Ja, man darf vielleicht mit einiger Berechtigung noch weiter gehen und auch kleinen Theilen einer Primitivfaser elektromotorische Wirksamkeit in gleichem Sinne zuschreiben. Du Bois-Reymond gelangte so in der That zu der Anschauung, dass jede Muskelfaser aus kleinsten, elektromotorisch wirkenden, in einer leitenden Flüssigkeit suspendirten Theilchen („Molekeln") aufgebaut sei, und entwickelte auf Grund dieser Vorstellung eine Theorie der elektrischen Erscheinungen an thierischen Geweben, welche lange Zeit hindurch allein herrschend war. Eine nothwendige Consequenz dieser Auffassung war die, wie es schien, durch den Versuch bestätigte Annahme, dass auch völlig unversehrte,

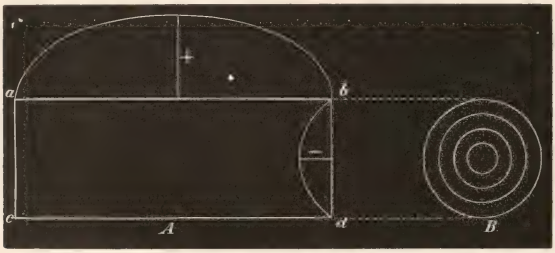


Fig. 103. Vertheilung der Spannungen am geraden Muskelcylinder. (Nach Rosenthal.)

quergestreifte Muskeln mit natürlichem Querschnitt in ganz gleicher Weise elektromotorisch wirken, wie solche, welche mit künstlichem Querschnitt versehen sind. Unter „natürlichem Querschnitt" versteht Du Bois-Reymond die Gesammtheit der mit der Sehne noch in natürlichem Zusammenhange befindlichen unversehrten Muskelfaserenden. Diese Lehre von der elektromotorischen Gleichwerthigkeit des künstlichen und natürlichen Querschnittes stützte sich hauptsächlich auf das elektromotorische Verhalten des scheinbar unverletzten M. gastrocnemius vom Frosche, dessen complicirter Bau und vielfache Verwendung es erforderlich machen, noch etwas näher auf den so viel besprochenen „Gastrocnemiusstrom" einzugehen. Es soll zunächst ganz davon abgesehen werden, dass, wie später zu erörtern sein wird, der wirklich gänzlich unversehrte Muskel elektromotorisch völlig unwirksam ist, sondern wir nehmen an, der Achillessehnenspiegel verhalte sich, wie in der Mehrzahl der Fälle, bei nicht besonderer Sorgfalt der Präparation negativ gegen die übrige Muskeloberfläche. Wegen des complicirten Baues ist dann auch die Vertheilung der Oberflächenspannungen eine viel verwickeltere als am parallelfaserigen, regelmässigen Muskelcylinder. Eine sehr anschauliche Beschreibung des Baues giebt Rosenthal (2).

„Man denke sich zwei Sehnenblätter, ein oberes und ein unteres,

durch schräg zwischen beiden ausgespannte Muskelfasern verbunden, so dass wir einen halb gefiederten Muskel hätten. Nun denke man sich das obere Sehnenblatt in der Mitte zusammengefaltet, wie man ein Blatt Papier faltet, und die beiden Blatthälften mit einander verwachsen. Wir haben dann ein oberes, im Innern des Muskels gelegenes Sehnenblatt, von welchem nach beiden Seiten hin Muskelfasern schräg abgehen; die untere Sehne aber ist durch jenes Zusammenfalten der oberen gekrümmt worden, so dass der ganze Muskel die Gestalt einer der Länge nach gespaltenen Rübe erhält, deren flache (dem Unterschenkelknochen zugewendete) Seite ganz von Muskelfasern gebildet wird und nur einen zarten Längsstreif als Andeutung der im Innern verborgenen Sehne zeigt, während die ge-

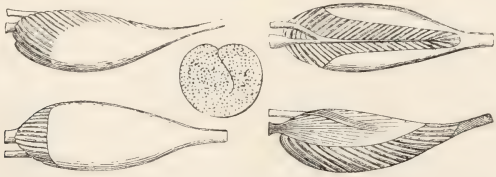


Fig. 104. Schema des Gastrocnemius-Baues. (Nach Du Bois-Reymond.)

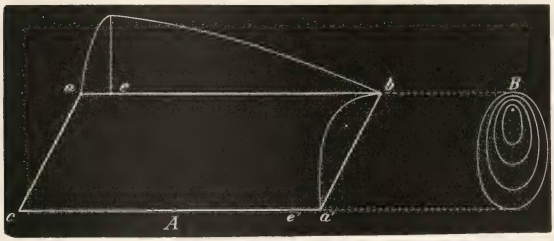


Fig. 105. Vertheilung der Spannungen am schrägen Muskelcylinder. (Nach Rosenthal.)

wölbte Rückseite in ihren unteren zwei Dritttheilen von Sehnensubstanz bedeckt ist, die sich nach unten in die Achillessehne fortsetzt" (Fig. 104). Der Gastrocnemius hat daher von Natur aus einen schrägen Querschnitt und einen natürlichen Längsschnitt, welcher die ganze flache und einen kleinen Theil der gewölbten Fläche einnimmt. Dem entspricht nun auch die eigenthümliche Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Muskels. Denkt man sich einen regelmässigen Muskelcylinder schräg verzogen (Fig. 105), so dass die beiden Endquerschnitte zwar unter einander parallel, aber schräg zur Axe verlaufen, so entspricht die Curve grösster positiver Spannung nicht dem ebenfalls schrägen, in der Mitte gelegenen, elliptischen Aequator, sondern einer nach den stumpfen Ecken hin verzogenen, gewundenen Curve. Ebenso ist umgekehrt an den spitzen Ecken der Querschnitte die negative Spannung grösser als an den stumpfen. Bei einer am regelmässigen Muskelcylinder stromlosen Anordnung, wo bei

die Fusspunkte des ableitenden Bogens gleichweit vom geometrischen Aequator abliegen, erhält man daher in diesem Falle, wie leicht ersichtlich, einen Strom, welcher im Muskel von der scharfen zur stumpfen Kante fliesst („Neigungsstrom" Du Bois'). Solche Neigungsströme liefert nun auch der von Haus aus mit einem schrägen Querschnitt versehene Gastrocnemius. Man erhält hier vor Allem einen starken Strom bei Ableitung vom oberen und unteren Muskelende, der im Muskel selbst in aufsteigender Richtung fliesst. Ausserdem erhält man aber fast bei jeder anderen Art der Ableitung schwächere oder stärkere Ströme, da gleichartige Stellen nur sehr spärlich an der Oberfläche vorkommen.

Ist der aufsteigende Gastrocnemiusstrom nicht allzu schwach, so lässt er sich, wie überhaupt der Längsquerschnittstrom, auch leicht mittels des „physiologischen Rheoskopes" (des stromprüfenden Froschschenkels) nachweisen, und zwar nicht nur in der schon von Galvani und Volta herrührenden Versuchsform der „Zuckung ohne Metalle", wobei man den Schenkelnerven rasch auf die convexe Muskeloberfläche fallen lässt und dadurch eine äussere Nebenschliessung des Stromes durch den Nerven bewirkt, sondern auch in der Weise, dass man den Nerven in einen vom Längsschnitt und Querschnitt ableitenden Bogen von geringem Widerstand einschaltet. Man erhält dann bei Schliessung, eventuell auch bei Oeffnung des Kreises eine Zuckung des Schenkels. Während die Erregung eines motorischen Nerven durch den Muskelstrom in der Form der „Zuckung ohne Metalle" zur Zeit des berühmten Streites zwischen Galvani und Volta das allergrösste Interesse beanspruchte, da der Versuch die Existenz einer den thierischen Theilen an sich eigenthümlichen Elektricität direct zu beweisen schien, so ist dieses Interesse später fast ganz geschwunden, als es sich hier nicht mehr um eine Streitfrage handelte. Dagegen verdient ein anderer Versuch, den Muskelstrom auf physiologischem Wege nachzuweissen, grössere Beachtung. Da der Längsquerschnittstrom bei Weitem genügt, um den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels zu erregen, so war auch an die Möglichkeit zu denken, den Muskel selbst durch seinen eigenen oder den Strom eines andern Muskels zu erregen (Hering 4).

Schon 1859 beschrieb Kühne (3) ein eigenthümliches Verhalten des querdurchschnittenen M. sartorius vom Frosch, welches beim Eintauchen der Schnittfläche in verschiedene Flüssigkeiten hervortritt und von ihm auf chemische Reizung des blossliegenden Faserinhalts bezogen wurde. Nähert man dem vertical herabhängenden, curarisirten Muskel unmittelbar nach Anlegen eines Querschnittes von unten her ein Schälchen mit 0,6 % NaCl, so sieht man fast unfehlbar im Augenblicke der Berührung der Schnittfläche und des Flüssigkeitsspiegels eine Zuckung erfolgen. Dabei reisst sich der Muskel von der Flüssigkeit los, taucht bei der Wiederverlängerung abermals ein, wobei wieder eine Zuckung erfolgt u. s. w. Es kann auf diese Weise zur Auslösung einer langen Reihe (über 100) rhythmischer Zuckungen kommen. Ganz ebenso gelingt dieser Versuch mit einer grossen Anzahl anderer Flüssigkeiten. Kühne fand nebst NaCl-Lösung in den verschiedensten Concentrationen noch sehr gut wirksam Lösungen von fixen Alkalien und Mineralsäuren bis zu 0,1 %, sowie verschiedene Salzlösungen, dagegen vermisste Kühne die Zuckung

bei Berührung des Querschnittes, wenn er destillirtes Wasser, Alkohol, Creosot, concentrirtes Glycerin, syrupöse Milchsäure anwendete; Wundt und Schelske haben ferner gefunden, dass auch concentrirte Sublimatlösung keine Zuckung vom Querschnitt aus bewirkt. Kühne deutete, wie schon erwähnt, alle Fälle, in welchen er die Zuckungen bei Berührung des frischen Querschnittes mit einer Flüssigkeit beobachtete, als bedingt durch chemische Reizung des blossliegenden Faserinhaltes. Doch wird diese Auffassung sofort zweifelhaft, wenn man sieht, wie mit 0,5—0,6% NaCl-Lösung, deren relative Unschädlichkeit allbekannt ist, die in Rede stehende Erscheinung ganz besonders schön und lang anhaltend hervortritt. Dabei ist noch besonders beachtenswerth, dass die an dem einmal benetzten Muskelquerschnitt haftende Salzlösung keineswegs zu einer Dauererregung Anlass giebt, wie es doch wohl der Fall sein müsste, wenn die Flüssigkeit chemisch reizend wirkte. Es lässt sich ferner zeigen, dass jede Reizwirkung ausbleibt, wenn die Lösung eben nur den Querschnitt selbst benetzt und gar nicht oder nur in minimaler Menge auf die Längsoberfläche des Muskels gelangen kann. Hering (4) erzielte dies unter Anderem dadurch, dass er um das Querschnittende des Muskels einen schmalen gefetteten Papierstreifen der Art herumlegte, dass sein unterer Rand mit dem Rande des Querschnittes zusammenfällt. Ein so vorbereiteter Muskel zuckt bei Berührung der Querschnittfläche mit der Salzlösung nicht, was doch der Fall sein müsste, wenn es sich um chemische Reizung handelte. „Taucht man dagegen den Muskel bis über den Streifen in die Flüssigkeit, so erhält man wieder eine Zuckung.“ Es zeigt sich also, dass „zum Gelingen der Versuche einerseits die Herstellung einer leitenden Verbindung zwischen dem Querschnitt und dem untersten Theil der Längsoberfläche nothwendig ist, und dass andererseits diese Leitung keinen zu grossen Widerstand haben, d. h. die Quantität der NaCl-Lösung, durch welche sie hergestellt wird, nicht zu gering sein darf“. Wenn es sich daher, wie nach dem Mitgetheilten wohl kaum zu bezweifeln ist, um eine elektrische Erregung des Muskels durch plötzliche Nebenschliessung seines eigenen Stromes innerhalb des im Momente der Berührung vom Querschnitt zum Längsschnitt sich hinaufziehenden Flüssigkeitswalles handelt, so erscheint es auch leicht verständlich, dass alle nicht oder sehr schlecht leitenden Flüssigkeiten, wie die Erfahrung lehrt, stets unwirksam sind, wenn sie auch nachweislich chemisch reizend auf die Muskelsubstanz wirken (Sublimat, Alkohol, Wasser). Man kann, wie Hering zeigte, geradezu aus dem blossen Verhalten des Muskels beim Berühren seines Querschnittes mit einer Flüssigkeit ziemlich sicher voraussagen, ob diese Flüssigkeit relativ gut oder schlecht leitet. Von dem gewonnenen Standpunkte aus erklären sich nun auch einige andere leicht zu bestätigende Erfahrungen, welche gewissermaassen nur Modificationen des erwähnten Grundversuches sind. Lässt man auf eine rechtwinkelig zur Faserrichtung angelegte Schnittwunde eines Muskels einen Tropfen Kochsalzlösung auffallen, so beobachtet man in der Regel eine Zuckung der durchtrennten Fasern und ein stärkeres Klaffen der Wunde. Ebenso gelingt es, eine Zuckung des querdurchschnittenen Sartorius auszulösen, wenn man in geeigneter Weise die Verbindung zwischen Längsschnitt und Querschnitt durch irgend einen feuchten Leiter (etwa ein Stück Leber, todten Muskel etc.) herstellt.

Man kann das Präparat auch mit dem frischen Querschnitt einerseits und einer dem Querschnitt benachbarten Stelle der Längsoberfläche andererseits auf die Bäusche der unpolarisirbaren Zinktrogelektroden legen und den Kreis in Hg schliessen. Bringt man ferner mittels eines Glasstäbchens den Querschnitt eines frei herabhängenden Sartorius durch Herumbiegen des betreffenden Endes mit der Längsoberfläche in Berührung, so tritt ebenfalls eine Zuckung ein in Folge der plötzlichen Schliessung des Stromes durch den Muskel selbst. Hering ist es endlich auch gelungen, durch den Strom eines verletzten Muskels einen zweiten unverletzten zur Zuckung zu bringen. Man befestigt zu diesem Zwecke den letzteren (Sartorius) mittels seiner Knochen der Art, dass er in flachem Bogen schlaff herabhängt. Nun wird der andere vertikal gehaltene Muskel mit seinem Querschnitt der Oberfläche des ersteren bis zur Berührung genähert. „Sind beide Muskeln sehr empfindlich, so können sie schon hierbei beide zucken; da nämlich bei der Berührung des Querschnittes leicht auch ein Theil der Längsoberfläche mit dem unversehrten Muskel in Contact kommt, so findet der Strom des verletzten Muskels durch den unverletzten Schliessung, und hierdurch werden beide erregt." Dies ist aber immer der Fall, wenn man das Schnittende etwas umknickt. Bei allen bisher besprochenen Versuchen handelte es sich um eine Abgleichung des Muskelstromes durch feuchte Leiter. In der That erweisen sich Metalle wegen ihrer ausserordentlich raschen Polarisation als nur sehr wenig geeignet, obschon auf den ersten Blick eher das Gegentheil zu erwarten schien. Hering erhielt, wie früher schon Kühne (5), keine oder nur sehr schwache Zuckungen, wenn der frische Querschnitt eines curarisirten Sartorius mit einer Platinplatte berührt wurde, während ein mit jener durch einen Hg-Schlüssel zu verbindender Draht aus gleichem Metall verschiedene Punkte der Leitungsoberfläche berührte.

Der Umstand, dass, wie gezeigt wurde, der Längsquerschnittstrom eines Muskels genügt, um nicht nur den Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels, sondern auch den verletzten Muskel selbst oder einen andern unversehrten unter geeigneten Umständen zu erregen, lässt von vornherein darauf schliessen, dass derselbe auch bei allen elektrischen Reizversuchen an verletzten und daher elektromotorisch wirksamen Muskeln eine Rolle zu spielen vermag, und es erscheint um so nothwendiger, auch dieser Interferenzerscheinungen zwischen dem künstlichen und natürlichen Strom zu gedenken, als es sich hier um einige Thatsachen handelt, welche zu theoretisch wichtigen Schlussfolgerungen Anlass gegeben haben.

Als ein besonders schlagender Beweis für die Gültigkeit des polaren Erregungsgesetzes wurde oben das eigenthümliche Verhalten eines einseitig verletzten parallelfaserigen Muskels bei Längsdurchströmung erwähnt, welches sich bekanntlich darin äussert, dass die erregende Wirkung der Schliessung oder Oeffnung eines Stromes immer dann vermindert oder aufgehoben erscheint, wenn derselbe durch die Demarcationsfläche aus- bezw. eintritt. Da nun im ersteren Falle die Richtung des in den Reizkreis abgezweigten Antheiles des Muskelstromes stets der Richtung des Kettenstromes entgegengesetzt ist, der letztere daher durch den ersteren nothwendig geschwächt wird, so entsteht die Frage, ob nicht dieser Umstand allein ausreichte, um die verminderte Reizwirkung bei Schliessung des Kreises zu erklären.

Offenbar müsste dann bei zwei in denselben Stromkreis hinter einander eingeschalteten Muskeln, deren einer am einen Ende verletzt wurde, die Schliessung des Stromes nachher auf jeden der beiden Muskeln in gleicher Weise wirken, d. h. die Schliessungserregung müsste bei admortaler Stromesrichtung nicht nur an dem mit künstlichen Querschnitt versehenen, sondern auch an dem normalen Präparat ausbleiben oder vermindert erscheinen. Dies ist jedoch niemals der Fall. Nicht minder schlagend wird die obige Annahme auch dadurch widerlegt, dass durch beiderseitige Abtödtung der Faserenden eines parallelfaserigen Muskels die Erregbarkeit in gleicher Weise für Schliessung aufsteigender wie absteigender Ströme vernichtet oder herabgesetzt wird. Dagegen scheint es allerdings, dass die verstärkte Wirkung, welche man oft bei Schliessung schwacher „abterminal" gerichteter Kettenströme nach einseitiger Verletzung des M. sartorius beobachtet, wesentlich mit durch den sich in diesem Falle zu dem Reizstrom algebraisch hinzuaddirenden Muskelstromzweig verursacht wird.

Unter gewissen, gleich näher zu erörternden Bedingungen kann es durch Interferenz des Demarcationsstromes und eines künstlichen Reizstromes zur Entstehung scheinbarer Oeffnungszuckungen kommen, die leicht als Folgewirkungen einer wirklichen Oeffnungserregung aufgefasst werden können und thatsächlich auch mit solchen verwechselt wurden. Denkt man sich einen leitenden Bogen von relativ geringem Widerstande der Art an einen, am Beckenende mit künstlichem Querschnitt versehenen, curarisirten Sartorius angelegt, dass die unpolarisirbaren Fusspunkte einerseits den Querschnitt, beziehungsweise den davon ableitenden Beckenknochen und andererseits das tibiale Sehnenende (beziehungsweise die Tibia selbst) berühren, so muss sich in dem Augenblicke, wo der an irgend einer Stelle unterbrochen gedachte Bogen geschlossen wird, der Längsquerschnittstrom durch diesen abgleichen und würde voraussichtlich, an dem schmalen Muskelende aus normaler Muskelsubstanz austretend, eine Schliessungszuckung auslösen, wenn die Intensität des abgeleiteten Stromzweiges genügend gross, der Widerstand im Kreise aber möglichst gering wäre; Bedingungen, die allerdings in dem vorausgesetzten Falle in der Regel kaum gegeben sind. Setzen wir aber einen Augenblick voraus, es wäre hier wirklich zur Auslösung einer Schliessungszuckung des Muskels durch Nebenschliessung des eigenen Stromes gekommen, so würde eine auf dieselbe Ursache zurückzuführende Zuckung auch ausgelöst werden müssen, wenn der durch die Nebenschliessung abgezweigte Antheil des Muskelstromes zunächst durch einen die intrapolare Strecke, d. h. den ganzen Muskel in aufsteigender Richtung durchfliessenden Kettenstrom compensirt, beziehungsweise übercompensirt würde, um dann im Momente der Oeffnung plötzlich wieder Schliessung zu finden. Für den Fall, dass die Compensation eine vollständige wäre und wenn man von unvermeidlichen Nebenwirkungen des compensirenden Stromes absehen könnte, würde der Reizerfolg bei Oeffnung des Kettenstromes sogar ebenso gross sein, wie vorher bei Schliessung des ableitenden Bogens. Man kann nun den Versuch in der That zu einem erfolgreichen gestalten, wenn man den Widerstand im ableitenden Bogen durch Verkürzung der intrapolaren Muskelstrecke möglichst verringert (6). Zu dem Zwecke genügt es oft schon, die untere Hälfte des Sartorius allein zu benützen,

indem man ein Segment in der Mitte des Muskels durch Wärme abtödtet (einen künstlichen, thermischen Querschnitt anlegt), die betreffende Stelle mittels kleiner Nadeln auf einer Korkplatte befestigt und das untere Drittel des Muskels, durch die anhängende Tibia belastet, frei herabhängen lässt. Zwei unpolarisirbare Elektroden, von denen die eine am obersten Rande der abgetödteten Strecke angelegt wird, während die andere nebst der Tibia in ein Gefäss mit concentrirter Kochsalzlösung taucht, vermitteln einerseits die Ableitung des Muskelstromes und dienen andererseits auch der Zuführung des von einem Daniell'schen Elemente gelieferten, compensirenden Kettenstromes. Um die Intensität dieses letzteren beliebig abstufen zu können, befindet sich im Kreise ein Rheochord, welches zugleich als Nebenschliessung des Muskelstromes dient. Es muss Vorsorge getroffen sein, um den Kreis beliebig an zwei verschiedenen Stellen öffnen zu können, da es hauptsächlich darauf ankommt, den Unterschied des Reizerfolges bei Oeffnung des Hauptstromes mit gleichzeitiger Nebenschliessung des Muskelstromes und bei einfacher Ausschaltung des ersteren zu untersuchen. Zu dem Zwecke befinden sich zwei Quecksilberschlüssel im Kreise, von denen der eine zwischen dem Element und dem Rheochord, der andere zwischen diesem und dem Muskel eingeschaltet ist. Der erstere soll im Folgenden als Schlüssel des Hauptstromes, der letztere als Schlüssel des Zweigstromes bezeichnet werden. Wenn man nun unmittelbar nach Anlegen des thermischen Querschnittes den als äussere Nebenschliessung des Muskelstromes dienenden Kreis mittels des Zweigstromschlüssels schliesst, während der Hauptstromschlüssel geöffnet bleibt, so beobachtet man günstigen Falles an recht erregbaren Präparaten eine deutliche, wenn auch meist nur schwache Schliessungszuckung. Viel sicherer wird dasselbe Resultat erzielt, wenn man die unpolarisirbaren Elektroden in geringem Abstande seitlich direct an zwei Stellen der Muskeloberfläche anlegt, wodurch die Widerstände im Kreise beliebig verkleinert werden können. Spannt man die obere Hälfte eines unversehrten Sartorius auf einer Korkplatte aus und legt die eine Elektrode am Beckenende, die andere an einem nur wenig tiefer gelegenen Punkte der Längsoberfläche an, so beobachtet man bei Zuführung eines schwachen oder mittelstarken, absteigend oder aufsteigend gerichteten Stromes zwar eine Zuckung bei jedesmaliger Schliessung, dagegen fehlt jede Spur einer Gestaltveränderung des Muskels bei Oeffnung des Stromkreises mittels des Haupt- oder Zweigstromschlüssels. Wesentlich verschieden gestaltet sich jedoch das Resultat des Versuches, wenn zuvor am Beckenende des Muskels ein künstlicher (thermischer) Querschnitt angelegt wird: berührt dann die negative Elektrode das wärmestarre Muskelende, während die positive zunächst an einer möglichst nahe gelegenen Stelle der unversehrten Oberfläche angelegt wird, so beobachtet man fast ausnahmslos unmittelbar nach der Verletzung an gut erregbaren Präparaten eine deutliche Zuckung der als Index der Erregung dienenden, frei herabhängenden unteren Muskelhälfte, sobald, während der Hauptstromschlüssel geöffnet bleibt, der Schlüssel des Zweigstromes geschlossen wird. Es geht unmittelbar aus der Versuchsanordnung hervor, dass es sich hier wieder um Erregung in Folge der Abgleichung des Muskelstromes durch die bestehende Nebenschliessung handelt. Ob dies nun der Fall ist oder nicht, immer beobachtet man bei

der beschriebenen Versuchsanordnung eine in der Regel sehr starke Verkürzung des Muskels, wenn man vorher einen schwachen, der Richtung des Muskelstromes im Kreise entgegengesetzten, im vorliegenden Falle daher aufsteigenden Kettenstrom hindurchschickt und nach beliebig kurzer Schliessungsdauer im Hauptkreise öffnet. Da die physiologische Kathode sich an der Stelle der Verletzung befindet, bleibt die Schliessungserregung entweder ganz aus oder macht sich nur in geringem Maasse geltend. Der erwähnte Erfolg macht sich aber bei einem gewissen, nicht zu geringen Abstand der ableitenden, beziehungsweise stromzuführenden Elektroden nur geltend bei Oeffnung des Kettenkreises, während keine Spur einer Gestaltveränderung bei Oeffnung des Zweigstromschlüssels eintritt. Unerlässlich ist nur das Vorhandensein einer möglichst grossen elektrischen Spannungsdifferenz der von den stromzuführenden Elektroden zugleich ableitend berührten Muskelstellen. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Erörterungen kann daher kein Zweifel darüber bestehen, dass der so auffallende Unterschied des Reizerfolges bei Oeffnung des Stromkreises an zwei verschiedenen Stellen lediglich darin begründet ist, dass der Demarcationsstrom im einen Falle bei Oeffnung des Kettenkreises eine äussere Nebenschliessung von verhältnissmässig geringem Widerstand vorfindet, die andernfalls fehlt. Die Zuckung, obschon zeitlich mit dem Momente der Oeffnung des Stromkreises zusammenfallend, kann demnach nicht als eine wahre, durch innere Reaction des Muskels bedingte Oeffnungszuckung gelten, sondern ist vielmehr eine Schliessungszuckung, ausgelöst durch äussere Nebenschliessung des Muskelstromes (Biedermann 6).

Ist der Abstand der beiden Elektroden sehr gering, so lässt sich in der Regel selbst bei Anwendung der schwächsten noch wirksamen Ströme ein merklicher Unterschied in der Grösse der Oeffnungszuckungen kaum nachweisen, ob man nun den Kettenkreis oder den Muskelkreis öffnet. Dazwischen lassen sich Elektrodenstellungen finden, bei welchen ein deutlicher Grössenunterschied der durch Oeffnung des Haupt- oder Zweigstromschlüssels ausgelösten Zuckungen hervortritt, indem die letzteren um so mehr abnehmen, je mehr die Eintrittsstelle des atterminal gerichteten Kettenstromes bei unveränderter Lage der Kathode am Querschnitt von der Grenzfläche des thermischen Querschnittes abrückt. Es erklärt sich dies leicht mit Berücksichtigung der starken inneren Abgleichung, welche der Muskelstrom unter allen Umständen in nächster Nähe der elektromotorisch wirksamen Fläche findet. Denn wenn in der Nähe jedes künstlichen Querschnittes jeder einzelnen Primitivfaser und somit auch des ganzen Muskels stets zahlreiche Stromfäden an noch erregbaren Stellen durch die Oberfläche austreten, so wird ein Kettenstrom, der in diesem Gebiet der inneren Abgleichung des Muskelstromes eintritt, einen Theil jener Stromfäden gleichsam compensiren müssen, wobei die einen vollständig, die andern unvollständig compensirt, noch andere übercompensirt werden können. Dies bedeutet aber für diese Stellen, dass sie ihre Bedeutung als kathodische Stellen des Muskelstromes mehr oder weniger verlieren, oder gar zu anodischen Stellen des Kettenstromes werden. Wird nun der letztere

wieder geöffnet, so wird plötzlich der frühere Zustand wieder hergestellt, die genannten Stellen werden wieder zu kathodischen Stellen des Muskelstromes und in Folge dessen erregt. Der Kettenstrom hebt also sozusagen einen Theil der inneren Schliessung des Muskelstromes auf, dessen plötzliche Wiederherstellung bei der Oeffnung des Kettenstromes eine Schliessungszuckung herbeiführt.

Hierfür ist es aber an sich gleichgültig, ob die Oeffnung des Kettenstromes im Muskel- oder im Kettenkreise erfolgt; letzterenfalls kommt nur noch in Betracht, dass nun auch jener Zweig des Muskelstromes, welcher durch das Rheochord Schliessung hat und während des Bestehens des Kettenstromes compensirt oder übercompensirt wird, im Momente der Oeffnung ebenfalls Schliessung findet und daher auch seinerseits die „scheinbare Oeffnungszuckung" befördert. Doch tritt die hierdurch theoretisch geforderte Differenz der Zuckungsgrössen im einen oder andern Falle nicht merklich hervor, da dieselben in beiden Fällen sehr beträchtlich sind. Da die zuletzt erwähnten Reizerfolge mit Rücksicht auf später zu erwähnende Thatsachen bei elektrischer Nervenreizung von Wichtigkeit sind, so muss hier noch etwas näher auf dieselben eingegangen werden.

Legt man eine Schlinge aus befeuchtetem Baumwollfaden der Art um den Muskel herum, dass sie an dem behufs graphischer Verzeichnung der Zuckungen im Hering'schen Doppelmyographen eingespannten Muskel den Eintritt des Stromes irgendwo in der Continuität in nächster Nähe eines künstlichen, durch Quetschung erzeugten Querschnitts vermittelt, während der Austritt wieder durch den Beckenknochen erfolgt, so sieht man bei Anwendung eines schwachen Stromes sofort und unabhängig von der Stelle, an welcher der Stromkreis geöffnet wird, starke Oeffnungszuckungen hervortreten, die von der Schliessungsdauer fast gänzlich unabhängig sind.

Unterbricht man bei unveränderter Lage der Kathode am unversehrten Beckenende des Sartorius die physiologische Continuität desselben etwa in der Mitte durch Quetschen mit einer Pincette, und legt man dann die Fadenelektrode bald diesseits, bald jenseits der Quetschungsstelle, immer jedoch dicht an der Grenze derselben an, so beobachtet man bei derselben Stromstärke in beiden Fällen Oeffnungszuckungen an je einer der durch die Verletzung getrennten Muskelhälften, und zwar contrahirt sich immer diejenige Hälfte, an deren künstlichem Querschnitt der Strom gerade eintritt. Entfernt man die den Eintritt des Stromes vermittelnde Fadenelektrode nur wenig von der Quetschungsstelle und prüft man bei jeder neuen Lage den Reizerfolg, so überzeugt man sich, dass die „scheinbaren Oeffnungszuckungen" in der Regel schon an Stellen der normalen Längsoberfläche, die kaum 2 mm von der gequetschten Stelle entfernt liegen, merklich schwächer sind und gänzlich ausbleiben, sobald der Faden noch um Weniges weiter vorrückt, immer vorausgesetzt, dass man die Oeffnung durch den Schlüssel des Zweigstromes bewirkt.

Wenn es richtig ist, dass für die Auslösung scheinbarer Oeffnungszuckungen durch innere Nebenschliessung des Demarcationsstromes wesentlich nur der Umstand maassgebend ist, dass die in nächster Nähe der elektromotorischen Fläche gelegenen kathodischen Faserstellen, an welchen der Muskelstrom austritt, vorübergehend zu Eintrittsstellen eines genügend starken Kettenstromes gemacht werden, wenn es also

nur auf die stellenweise Compensation des Demarcationsstromes ankommt, so war zu erwarten, dass scheinbare Oeffnungszuckungen nicht nur, wie in den bisher besprochenen Fällen, bei Anwendung „atterminal" gerichteter Kettenströme, sondern auch dann auftreten würden, wenn bei „abterminaler" Durchströmung des ganzen Muskels oder eines Theiles desselben der Eintritt des Stromes an der Grenze eines künstlichen Querschnittes im Bereich der Austrittsstellen der Muskelstromfäden erfolgt. In der That gelingt es nun, scheinbare Oeffnungszuckungen von grosser Stärke auszulösen, wenn man am Beckenende eines Sartorius künstlichen Querschnitt anlegt und unmittelbar darnach einen schwachen absteigenden Kettenstrom durch den ganzen Muskel schickt, dessen Eintritt seitlich dicht unter der Grenzfläche der todten und lebenden Substanz mittels einer Fadenelektrode erfolgt.

Denkt man sich ferner bei abterminaler Durchströmung die abgetödteten Faserenden durch eine irgendwie hergestellte Nebenschliessung mit der zunächst an die Grenzfläche stossenden Zone der normalen Längsoberfläche des Muskels verbunden, so steht dem eben Gesagten zu Folge zu erwarten, dass auch in diesem Falle scheinbare Oeffnungsreizerfolge eintreten werden. Dies ist beispielsweise schon dann der Fall, wenn das eine Muskelende mit einer schmalen Pincette durchquetscht wird; durch Wulstung und Einkrümmen der Längsoberflächen der Fasern wird dann nicht nur dem Muskelstrom, sondern auch dem Kettenstrom vielfach Gelegenheit geboten, an Stellen der unversehrten Oberfläche des Muskels aus- beziehungsweise einzutreten und daher wirksame Schliessungs- resp. scheinbare Oeffnungserregung auszulösen. Hat man sich überzeugt, dass ein mittelstarker aufsteigender Strom an einem im Doppelmyographen eingespannten Sartorius keine merkliche Oeffnungserregung auslöst, und durchquetscht man nun in der angedeuteten Weise den Muskel nahe dem untern Sehnenende, so treten fast regelmässig bei gleicher Richtung, Intensität und Schliessungsdauer des Reizstromes wie vorher Oeffnungszuckungen hervor, die in der angedeuteten Weise als scheinbare aufzufassen sind (Biedermann 6; Engelmann 7).

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zurück zur Betrachtung des „Ruhestromes" der Muskeln, seiner Eigenschaften und seiner Entstehung. Da bei nicht zu grossen Ausschlägen am Galvanometer die Ablenkungen bekanntlich den Intensitäten des Stromes proportional sind, so lassen sich natürlich Messungen der Intensität des Muskelstromes leicht ausführen; doch haben dieselben wegen der grossen und sehr veränderlichen Widerstände thierischer und pflanzlicher Theile im Ganzen nur geringen Werth. Viel wichtiger erscheinen dagegen exacte Messungen der elektromotorischen Kraft. Wenn an einem Leiter in dessen Innerem eine elektromotorische Kraft wirkt, zwei Punkte verschiedener Spannung durch einen gleichartigen ableitenden Bogen verbunden werden, so wird in diesem ein Stromzweig fliessen, dessen Intensität der elektromotorischen Kraft, die als an den Fusspunkten wirkend gedacht werden kann, direct proportional ist. Es lässt sich daher die Grösse der letzteren aus der Grösse der Spannungsdifferenz zweier abgeleiteter Punkte bemessen, und wenn wir Mittel haben, diese genau zu bestimmen, so haben wir zugleich auch die Mittel, die Grösse der elektromotorischen Kraft zu bestimmen. Wir würden dann auch in den Stand gesetzt sein, die elektromotorische Kraft des Längsquerschnittsstromes einfach dadurch zu bestimmen,

dass wir die Grösse der zwischen natürlicher Längsoberfläche und künstlichem Querschnitt bestehenden Spannungsdifferenz messen. Die Differenz der Spannungen zwischen zwei Punkten lässt sich nun in der That leicht und genau mit Hülfe eines Verfahrens bestimmen, welches von Poggendorff stammt und von Du Bois-Reymond wesentlich verbessert wurde (8).

Das Princip der Methode beruht darauf, die Ablenkung des Magneten durch einen von einer Messkette abgeleiteten Stromzweig im entgegengesetzten Sinne zu beeinflussen, und zwar genau bis zu völliger Aufhebung der ursprünglichen Ablenkung. Man hat dann in der bekannten, variablen Spannungsdifferenz ein Maass für die Grösse der zu bestimmenden, unbekannten. Ein solcher „compensirender" Strom lässt sich von einer Messkette leicht vermittels eines Rheochords abzweigen, welches in diesem Falle als „Compensator" bezeichnet wird. Wird durch einen geraden oder zum Kreise gebogenen Draht (*a b*) (Fig. 106) der Strom einer constanten Kette (*K*) geleitet, so besteht auf demselben ein bestimmtes „elektrisches Gefälle", indem an den einzelnen Punkten verschiedene Spannungen herrschen. Verbindet man nun unter Vermittelung eines Stromwenders (*C*) den Längsschnitt eines auf unpolarisirbaren Elektroden aufliegenden Muskels (*M*) mit dem Ende (*a*) der Compensatorsaite, während der abgeleitete Längsschnittpunkt mit einem metallischen Schieber verbunden wird (*c*), welcher auf dem Rheochorddraht gleitet, so wirkt auf die Bussole (*B*) einerseits die Spannungsdifferenz zwischen den Rheochordpunkten (*a*) und (*c*), andererseits aber jene zwischen dem Querschnitt und der Längsoberfläche des untersuchten Muskels. Durch passende Einstellung des Schiebers (*c*) lässt sich nun jederzeit leicht die durch den Muskelstrom bewirkte Ablenkung genau compensiren. Es ist dann offenbar die Differenz der Spannungen zwischen Längsoberfläche und Querschnitt des Muskels gleich der Differenz der Spannungen zwischen den Punkten (*a*) und (*c*) des Rheochorddrahtes. An diesem entspricht aber jeder Millimeter einem bestimmten Bruchtheil der Kraft eines Daniell'schen Elementes.

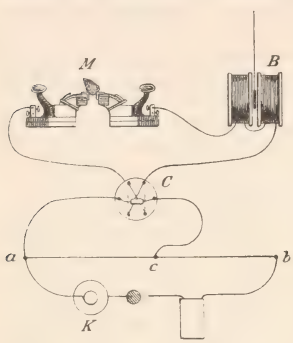


Fig. 106. Kraftmessung durch Compensation. (Nach Du Bois-Reymond.)

Um derartige Messungen rasch und bequem ausführen zu können, construirte Du Bois-Reymond den „runden Compensator", bei welchem der Rheochorddraht (*a b*) auf einer runden Scheibe von Hartgummi angebracht ist. Anfang und Ende desselben stehen mit den Klemmen I und II in Verbindung; vom Anfang geht ausserdem ein Draht zur Klemme IV, während III mit dem metallenen Röllchen *r* verbunden ist, welches auf dem Rheochorddraht schleift, von dem ein beliebiger Antheil durch Drehung der Scheibe eingeschaltet werden kann (Fig. 107, *a* und *b*).

Nach der eben beschriebenen Methode hat Du Bois-Reymond zahlreiche Messungen der elektromotorischen Kraft zwischen

Längsschnitt und Querschnitt quergestreifter Froschmuskeln ausgeführt. Sie erreicht im Mittel 0,035—0,075 Dan. Nach Matteucci

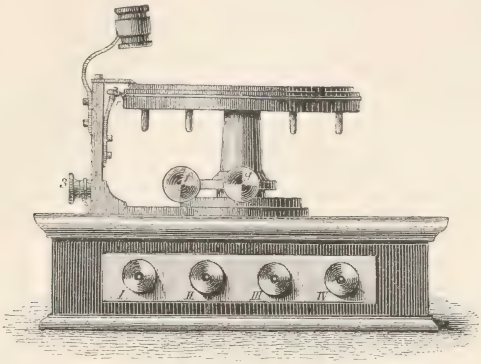


Fig. 107 *a*. Runder Compensator. (Nach Du Bois-Reymond.)

würde der Muskelstrom um so stärker sein, je höher man in der Stufenleiter der Thiere emporsteigt; jedoch sind Kraftmessungen an Warmblütermuskeln mit hinreichender Genauigkeit schwer ausführbar in Folge des raschen Absterbens. Dass der Muskelstrom an die Erhaltung der normalen Lebenseigenschaften des Muskels gebunden ist, ergiebt sich unmittelbar aus dem Umstande, dass ganz abgestorbene Muskeln stets elektromotorisch unwirksam sind oder doch nur vergleichsweise äusserst schwache und unregelmässige Wirkungen geben. Dem entspricht es, dass die Kraft des ausgeschnittenen, mit Querschnitt versehenen Muskels, wie schon Du Bois zeigte, in langsamem Sinken begriffen ist, bis endlich in Folge des von der Schnittfläche aus langsam weiterkriechenden Absterbeprocesses sämmtliche verletzte Fasern eines Muskels abgestorben (erstarrt) und damit elektromotorisch unwirksam geworden sind. Es rückt demnach die Grenzfläche zwischen dem abgestorbenen, ursprünglich nur die Schnittfläche überziehenden Faserinhalt und dem lebenden Antheil der con-

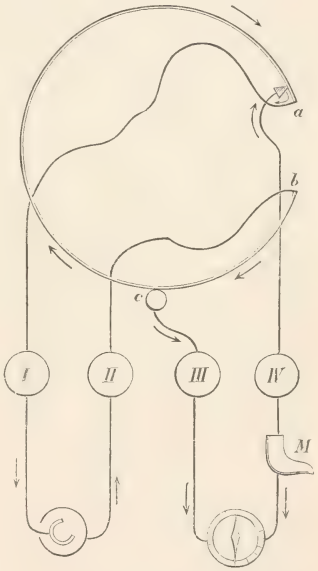


Fig. 107 *b*.

tractilen Substanz (die „Demarcationsfläche“) im Verlaufe der Erstarrung immer weiter nach innen.

Es wurde im Vorstehenden schon wiederholt von künstlichem Querschnitt gesprochen, auch wenn es sich nicht um eine wirkliche Schnittfläche, sondern nur um eine Demarcationsfläche im obigen Sinne handelte. In der That verhält sich jedes abgestorbene Stück einer Muskelfaser als ein indifferenter Anhang (wie etwa sonst die Sehnensubstanz), welcher von dem künstlichen Querschnitt, d. h. der Grenzfläche zwischen todtem und lebendem Faserinhalt, ableitet. Man kann daher in diesem Sinne ganz wohl von einem mechanischen, thermischen oder chemischen Querschnitt sprechen. Im Allgemeinen zeigt sich übrigens die Stärke der elektromotorischen Wirkung unabhängig von der Art der Abtödtung oder Zerstörung eines Faserantheiles, sofern es sich wirklich um eine solche handelt.

Wenn es auf Grund der erwähnten Erfahrungen keinem Zweifel unterliegen kann, dass der Muskelstrom eine Eigenthümlichkeit des lebenden Gewebes ist, so würde derselbe doch nur dann als eine unser ganzes Interesse beanspruchende Lebensäusserung gelten dürfen, wenn das seiner Zeit von Du Bois-Reymond ausgesprochene Gesetz der Gleichwerthigkeit des künstlichen und natürlichen Querschnitts durchweg Geltung hätte, wenn sich stets und in allen Fällen dem Gesetz des Muskelstromes entsprechende Spannungen zwischen dem Sehnenende und der übrigen Muskeloberfläche würden nachweisen lassen, wenn mit anderen Worten die „Präexistenz“ des Muskelstromes im völlig unversehrten lebenden Thier eine bewiesene Thatsache wäre. Dies ist nun aber, wie die folgenden Erörterungen zeigen werden, keineswegs der Fall; es hat sich im Gegentheil unter dem Eindruck zahlreicher Erfahrungen der neueren Zeit mehr und mehr die insbesondere von Hermann vertretene Anschauung Geltung verschafft, dass der Muskelstrom nicht präexistire, sondern eine künstlich durch die Präparation bedingte Erscheinung ist. Matteucci hat von vornherein die Ansicht vertreten, dass im lebenden unversehrten Thier keine Spur des Muskelstroms zu finden sei. Seiner Meinung nach entsteht dieser Strom erst durch das Anlegen des ableitenden Bogens. Du Bois-Reymond, welcher sich, wie schon erwähnt wurde, hauptsächlich auf Grund seiner ersten Befunde am Gastrocnemius des Frosches zu der Annahme veranlasst sah, dass eine beständige Spannungsdifferenz zwischen dem Achillessehnenspiegel (dem natürlichen Querschnitt) und der unversehrten Muskeloberfläche bestehe, wurde bald genöthigt, seine Ansicht wesentlich zu modificiren. Den Ausgangspunkt der diesbezüglichen Untersuchungen Du Bois-Reymond's bildeten Beobachtungen über den Einfluss der Kälte auf den Muskelstrom, durch welche derselbe, wie schon Mateucci beobachtet hatte, wesentlich vermindert wird. Du Bois-Reymond fand die Angaben Matteucci's über die geringere Wirksamkeit der Muskeln abgekühlter Frösche im Allgemeinen bestätigt. Gastrocnemien, welche bei Ableitung von Sehne und natürlichem Längsschnitt mit Du Bois-Reymond's ursprünglicher Vorrichtung immer einen sehr kräftigen gesetzmässigen Strom zeigten, erwiesen sich nunmehr stromlos oder gaben sogar verkehrte Ausschläge im Sinne eines im Muskel absteigenden Stromes, lieferten dagegen sofort einen aufsteigenden Strom, wenn ein künstlicher Querschnitt angelegt wurde. Du Bois-Rey-

mond bezeichnete den, wie er meinte, durch die Kälte herbeigeführten Zustand der Muskeln, in dem sie elektromotorisch unwirksam oder gar in verkehrter Richtung wirkend gefunden wurden, als den „parelektronomischen" Zustand (von παρανομος = gesetzwidrig). Die Thatsache, dass parelektronomische Muskeln vom Momente des Auflegens auf die mit Eiweisshäutchen bekleideten Kochsalzbäusche allmählich „normal" wirksam werden, erwies sich jedoch in der Folge nicht sowohl als durch die Erwärmung bedingt, sondern vielmehr durch die langsame chemische Veränderung (Anätzung) des Sehnenspiegels verursacht, welcher mit der concentrirten Kochsalzlösung der Zuleitungsgefässe und mit dem Eiweiss der Schalenhäutchen in Berührung stand. Es hatten hierbei diese Flüssigkeiten denselben Effect allmählich hervorgebracht, den man plötzlich erzeugt, wenn man in irgend einer Weise einen mechanischen oder thermischen Querschnitt anlegt. Durch einwandfreie Versuche hat indessen später Hermann (9) den Nachweis geliefert, dass in der That die Kraft ausgeschnittener Muskeln durch Abkühlung erheblich sinkt, durch Erwärmung dagegen steigt; die Schwankung kann nach Hermann innerhalb der vitalen Temperaturgrenzen bis zu 22% betragen, ist aber wahrscheinlich noch grösser, da bei dem angewendeten Versuchsverfahren die Möglichkeit vorliegt, dass die tieferen Schichten nicht in gleichem Maasse beeinflusst waren, wie die oberflächlichen.

Vermeidet man bei der Präparation, wie auch bei der Ableitung der Muskeln möglichst jede Schädigung insbesondere der Sehnenenden, so findet man dieselben elektromotorisch entweder gänzlich unwirksam oder es sind die zwischen der Oberfläche und dem natürlichen Querschnitt vorhandenen Spannungsdifferenzen doch so geringfügig, dass man berechtigt ist, dieselben den kaum ganz zu vermeidenden Schädigungen zuzuschreiben. Benetzung des natürlichen Querschnitts mit Flüssigkeiten, welche die Muskelsubstanz chemisch nicht anzugreifen vermögen, wie beispielsweise physiologischer NaCl-Lösung, wirkt niemals merklich stromentwickelnd. Im weiteren Verlaufe der Untersuchungen Du Bois-Reymond's stellte sich dann heraus, dass der vermeintliche Einfluss der Abkühlung auf die Entwicklung der Parelektronomie gar nicht so bedeutend ist, dass vielmehr alle Muskeln sich stets auf einer mehr oder minder hohen Stufe des parelektronomischen Zustandes befinden. Es ist dieser Zustand daher auch nicht sowohl als ein abnormer, nur durch die Kälte bewirkter aufzufassen, sondern vielmehr als ein ganz normaler gesetzmässiger. Man könnte, wie Hermann richtig bemerkt, mit viel mehr Recht den Zustand, in welchem der Strom zwischen Sehnenende und Muskelfleisch in voller Stärke entwickelt ist, als den „parelektronomischen" bezeichnen, wie jenen, welchen Du Bois damit meinte.

Auf die Erklärung, welche Du Bois-Reymond von der Parelektronomie gegeben hat, kann erst später näher eingegangen werden. Vorläufig mag es genügen, darauf hinzuweisen, dass nach Du Bois' Ansicht die Schwäche, beziehungsweise das Fehlen des Stromes zwischen Oberfläche und natürlichem Querschnitt auf dem Vorhandensein einer dünnen Lage besonders gearteter Muskelsubstanz am natürlichen Querschnitt beruhen sollte, welche die gesetzmässige elektromotorische

Wirkung der übrigen Muskelmasse durch ihre entgegengesetzte eigene Wirkung zum Theil compensirt, aufhebt oder sogar übercompensirt.

Die stromentwickelnde Wirkung der Benetzung des natürlichen Querschnitts mit concentrirter NaCl-Lösung, Säuren oder Alkalien, der Hitze oder des Schnittes würde demnach zurückzuführen sein auf die chemische, thermische oder mechanische Zerstörung dieser dünnen Schicht, welcher Du Bois den Namen der parelektronomischen Schichte gegeben hat. So erklärte sich nun in einfachster Weise der starke gesetzmässige Strom des scheinbar ganz unversehrten Gastrocnemius, sowie die regellosen Ausschläge, welche bei Ableitung verschiedener Oberschenkelmuskeln von Sehne und natürlichem Längsschnitt erhalten werden können, aus der Annahme eines in verschiedenem Grade entwickelten, parelektronomischen Zustandes. Es ist leicht ersichtlich, dass es unter den gegebenen Verhältnissen näher liegt, den stromlosen Zustand für den normalen zu halten. Denn liesse sich strenge beweisen, dass alle Muskeln im gänzlich unversehrten Zustand stets und unter allen Umständen stromlos sind, dann erscheint selbstverständlich die Hypothese von einer gesetzwidrig wirkenden besonderen Schichte am natürlichen Querschnitt völlig überflüssig. So spitzt sich denn, wie Hermann hervorhob, die ganze Streitfrage nach der Präexistenz des Muskelstroms darauf zu, denselben vor der Enthäutung des Thieres an den in situ befindlichen, blutdurchströmten Muskeln nachzuweisen. Es könnte scheinen, als müsste dies beim Frosche ausserordentlich leicht und einfach sein, da dessen feuchte, dünne Haut den Muskeln nur lose aufliegt und eine verhältnissmässig gutleitende Nebenschliessung bildet. Indessen ist gerade dieses Versuchsobject das allerungünstigste. Du Bois-Reymond hat der Untersuchung des Muskelstroms am lebenden, unversehrten und unenthäuteten Frosch ausserordentlich viel Zeit und Mühe gewidmet und glaubte sich schliesslich auch wirklich von dem Vorhandensein gesetzmässiger Spannungsdifferenzen in dem erwarteten Sinne überzeugt zu haben. Nichtsdestoweniger handelte es sich aber auch hier, wie sich später herausstellte, um eine Deutung, gegen welche sich die schwerwiegendsten Bedenken geltend machen lassen. Zur Ableitung der unenthäuteten Frösche und Froschgliedmaassen bediente sich Du Bois wieder zunächst der mit concentrirter NaCl getränkten und mit „Eiweisshäutchen" bekleideten Trogelektroden. Es stellte sich nun bald heraus, dass immer die zuerst berührte Ableitungsstelle sich positiv zu der später berührten verhielt, worauf nach einiger Zeit ein Strom von geringer Kraft in der Richtung des Längsquerschnittsstromes enthäuteter Präparate zum Vorschein kam. Die ersterwähnte Wirkung rührt nun, wie Du Bois fand, von einer der Froschhaut selbst eigenthümlichen elektromotorischen Kraft her, mit der wir uns noch ausführlich zu beschäftigen haben werden. Vorläufig wird es genügen, zu bemerken, dass jene senkrecht zu ihrer Oberfläche elektromotorisch wirkt, und dass der Strom in derselben von aussen nach innen (im ableitenden Bogen natürlich umgekehrt) gerichtet ist. Da nun diese an sich sehr starke Wirkung durch Benetzung der äusseren Hautoberfläche mit ätzenden Flüssigkeiten rasch zerstört wird, so muss natürlich bei ungleichzeitiger Berührung der Hautstellen mit ableitenden Elektroden, welche nicht ganz indifferent sind, stets ein

Strom in dem oben angedeuteten Sinne auftreten, indem sich die schwächer wirksam oder unwirksam gewordene Stelle positiv zur andern verhält.

Man könnte nun erwarten, den gesetzmässigen Strom der unter der Haut gelegenen Muskeln in dem Momente rein hervortreten zu sehen, wo beide Ableitungsstellen elektromotorisch indifferent geworden sind. Dies schien in der That bei Du Bois' Versuchen der Fall zu sein, doch waren die Spannungsdifferenzen, allerdings im richtigen Sinne, immer sehr schwach und in allmählicher Zunahme begriffen. Dieser letztere Umstand wies schon darauf hin, dass die Parelektronomie der subcutan gelegenen Muskeln durch die allmählich durch die Haut dringende NaCl-Lösung beseitigt wird, so dass von vornherein die Vermuthung berechtigt erscheint, dass auch schon die ersten Spuren des gesetzmässigen Muskelstromes durch Anätzung des natürlichen Querschnitts entstanden sind. Es können daher, wie zuerst Hermann (10) hervorhob und direct durch Aetzung mit Silbernitrat erwies, welches die unterliegenden Muskeln sichtbar verändert (trübt), derartige Versuche überhaupt nicht als beweisend für die Annahme der Präexistenz des Muskelstromes angesehen werden. „Wählt man die Aetzstellen so, dass keine aponeurotischen Muskelflächen unterliegen (z. B. die äussersten Zehenspitzen und die Rückenhaut), so findet man in der That keine dem Muskelstrom entsprechende Ablenkung, sondern der Kreis ist soweit stromlos, als überhaupt ein Kreis, der feuchte Leiter und Metalle enthält, stromlos sein kann." Wendet man nach dem Vorgange Hermann's statt der rasch diffundirenden NaCl-Lösung, Creosot, Silbernitrat oder am besten Sublimat an, so gelingt es wirklich, zu einer gewissen Zeit völlige Stromlosigkeit zwischen den beiden abgeleiteten Hautpunkten nachzuweisen, obschon später auch hier Durchätzung eintritt und einen zunächst schwachen, gesetzmässigen Strom bedingt. Bei Fischen, deren Hautstrom in den meisten Fällen schwächer entwickelt ist als beim Frosch, genügt, wie Hermann gezeigt hat, längerer Aufenthalt in zimmerwarmem Wasser, um bei jeder Ableitung des immobilisirten, unversehrten Thieres Stromlosigkeit zu erhalten. Dass es gelingt, auch völlig frei präparirte Muskeln absolut stromlos zu erhalten, wurde bereits oben bei Besprechung der Parelektronomie hervorgehoben, und Du Bois selbst hat ja diese Thatsache am Gastrocnemius des Frosches unzählige Male beobachtet. Wenn er dem ungeachtet die Präexistenz des Muskelstroms behauptete, so stützt sich diese Ansicht hauptsächlich auf die Wahrnehmung, dass in zahlreichen andern Fällen der genannte Muskel trotz aller möglichen Vorsicht bei der Präparation geringe aber gesetzmässige Spannungsdifferenzen darbietet. Man wird jedoch Hermann durchaus Recht geben müssen, wenn er auch in solchen Fällen die elektromotorische Wirkung auf das unvermerkte Hinzutreten schädlich, d. h. chemisch alterirend wirkender Flüssigkeiten (Hautsekret, Muskelsaft u. s. w.), ungleiche Erwärmung, Berührung oder Druck bezieht, was nur dann möglichst vermieden werden kann, wenn man erst mit den betreffenden Schädlichkeiten einerseits, der ausserordentlichen Empfindlichkeit der Muskelsubstanz andererseits bekannt geworden ist. Vor Allem ist die Berührung mit Muskelwunden oder der dieselben benetzenden Flüssigkeit sorgsamst zu verhüten. Denn es ist eine bereits Du Bois-Reymond bekannt gewesene Erfahrung, dass der blossliegende, im Absterben

begriffene oder bereits abgestorbene Faserinhalt, wie z. B. ein künstlicher Querschnitt, ausserordentlich kräftig stromentwickelnd wirkt. Mit Rücksicht auf den von Du Bois-Reymond aufgestellten Satz, dass nur solche Stoffe, welche die Muskelsubstanz chemisch angreifen und dadurch, wie er meinte, zur Zerstörung der parelektronomischen Schichte führen, stromentwickelnd wirken, muss die erwähnte Thatsache sehr auffallend erscheinen, da man doch vorauszusetzen berechtigt ist, dass die Muskelsubstanz sich selbst nicht chemisch alterirt. Indessen ist zu bedenken, dass der blossliegende Faserinhalt dem Erstarrungsprocesse rasch anheimfällt und hierbei chemische Veränderungen erleidet, welche bekanntlich zu Säurebildung Anlass geben. Da andererseits bekannt ist, dass Säuren selbst in hohen Verdünnungsgraden die Lebenseigenschaften der Muskeln rasch schädigen, so ist es naheliegend, die stromentwickelnde Eigenschaft des künstlichen Querschnitts auf die Säuerung der Muskelsubstanz zu beziehen. In wieweit diese Vermuthung wirklich berechtigt ist, wird später noch ausführlicher zu erörtern sein.

Ganz besondere Schwierigkeiten bereitete der Präexistenzlehre das elektromotorische Verhalten unversehrter oder doch scheinbar unversehrter Oberschenkelmuskeln des Frosches. In der grosssen Mehrzahl der Fälle fand Du Bois dieselben zwischen beiden Sehnenenden absteigend wirksam, jedoch kamen auch Fälle von völliger Stromlosigkeit vor, sowie aufsteigend wirkende Präparate. Der Strom zwischen oberem Sehnenende und Aequator (Du Bois' „oberer Strom") war in der Regel grösser als der zwischen Aequator und unterem Sehnenende (der „untere Strom"). Doch beobachtete Du Bois auch das Umgekehrte, und selbst solche Fälle kamen vor, wo beide Sehnenenden sich positiv gegen den Aequator verhielten. Die Verschiedenartigkeit und das Verwirrende dieser Befunde hätte, wie Hermann hervorhebt, allein schon genügen müssen, um die Lehre von der Parelektronomie zu erschüttern, doch war dies keineswegs der Fall. Vielmehr erhielt dieselbe gerade auf Grund gewisser Befunde an Oberschenkelmuskeln eine weitere Ergänzung durch die Annahme einer in manchen Fällen an Stelle der parelektronomischen Schichte entwickelten parelektronomischen Strecke (11). In diesem Sinne deutete nämlich Du Bois-Reymond die allerdings nur in einigen wenigen Fällen beobachtete Thatsache, dass ein in der Nähe des Sehnenendes angelegter künstlicher Querschnitt sich nicht wie gewöhnlich negativ, sondern positiv zum Längsschnitt verhielt. Es wird später zu zeigen sein, wie sich alle diese Unregelmässigkeiten in einfachster Weise erklären lassen; vorläufig sei nur bemerkt, dass es ohne besondere Schwierigkeit gelingt, auch Oberschenkelmuskeln des Frosches, wie insbesondere den Sartorius, vollkommen stromfrei zu erhalten (16). Mit dem Nachweise, dass die Skeletmuskeln bei gehöriger Vorsicht stets in stromlosem Zustand erhalten werden können, ist jedoch die Reihe der Beweise für den Satz, dass unversehrte Muskeln überhaupt nicht elektromotorisch wirken, noch nicht erschöpft. Im Jahre 1874 wies Engelmann auf das Herz als einen Muskel hin, der ausserordentlich geeignet ist zur Untersuchung in gänzlich unversehrtem Zustande (12). Dasselbe erweist sich denn auch in der That bei jeder Ableitungsart stromlos. Selbstverständlich verhält sich aber ein künstlicher Querschnitt des Herzens ganz ebenso negativ wie der eines jeden andern Muskels, und es war dies schon

Matteucci bekannt, welcher aus querdurchschnittenen Taubenherzen Säulen construirte. Von grossem Interesse für die theoretische Auffassung des Längsquerschnittstromes ist die Thatsache, dass, wie Engelmann (12) fand, die Kraft zwischen künstlichem Querschnitt und natürlicher Oberfläche des Herzmuskels sehr rasch sinkt. Es ist dies um so auffallender, als es seit lange — schon Du Bois macht darauf aufmerksam — bekannt ist, dass der einmal entwickelte Längsquerschnittstrom monomerer Skeletmuskeln ausserordentlich beständig ist. So fand Engelmann, dass die Kraft des Sartorius binnen 1 Stunde im Mittel aus 45 Versuchen auf 81,1 %, binnen 24 Stunden auf 43,6 % und erst binnen 48 Stunden auf 30,8 % gesunken war. Anfrischen des Querschnitts, d. i. Anlegen eines neuen tiefer hinein liegenden Querschnittes nützt dann in der Regel nicht viel und führt höchstens zu einer geringen Zunahme des Muskelstroms. Ganz anders ist es beim Herzen. Hier genügt Abtragen der alten Schnittfläche, um die Kraft sofort wieder in der anfänglichen Höhe erscheinen zu lassen. Es scheint also, als könne man hier die Entstehung der parelektronomischen Schichte so zu sagen direct beobachten. Die Thatsache erklärt sich jedoch sehr einfach. Gehen wir dabei aus von der Betrachtung des ganz analogen Verhaltens polymerer Stammesmuskeln. An der Innenfläche der Bauchwand von Salamandra mac. verlaufen zwei lange, durch sehnige Inscriptionen in zahlreiche kurze Glieder abgetheilte Muskeln. Wenn man einen solchen bandförmigen Muskel herauspräparirt, in der Continuität eines einzelnen Gliedes quer durchschneidet und ihn dann vor Vertrocknung geschützt liegen lässt, so überzeugt man sich nachträglich, dass nach einiger Zeit nur dieses verletzte Glied die Zeichen der Erstarrung an sich trägt, während die übrigen ihr normales Aussehen und ihre Erregbarkeit noch besitzen, dass also das Absterben an der nächsten sehnigen Inscription Halt gemacht hat. Denkt man sich nun einen solchen Muskel zum Galvanometer abgeleitet, einerseits vom künstlichen Querschnitt, andererseits von irgend einem Punkt der Muskeloberfläche, so wird selbstverständlich unmittelbar nach Anlegen des künstlichen Querschnitts ein gesetzmässiger Strom vorhanden sein. Dieser müsste aber vom Standpunkte der Präexistenzlehre auch dann noch nachweisbar sein, wenn das verletzte Theilglied völlig erstarrt ist, denn dann bildet es eben eine unwirksame Ableitung vom natürlichen Querschnitt des nächstfolgenden Gliedes, gerade wie die Sehne oder der Knochen eines monomeren Muskels. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern der Längsquerschnittsstrom besteht nur, so lange noch ein Theil der Substanz des mit künstlichem Querschnitt versehenen Theilgliedes lebend vorhanden ist; er wird gleich Null, wenn das betreffende Glied vollständig erstarrt ist und erhebt sich erst auf seine frühere Höhe, wenn jenseits der sehnigen Inscription ein neuer Querschnitt angelegt wird.

Ganz analoge Verhältnisse existiren nun auch beim Herzmuskel. Derselbe unterscheidet sich von andern quergestreiften Muskeln ausser durch den sehr verwickelten Faserverlauf, der hier von keiner Bedeutung sein kann, sehr wesentlich durch die ausserordentlich viel geringere Grösse seiner morphologischen Elemente: er besteht aus mikroskopisch kleinen Zellen. Engelmann hat nun nachgewiesen, dass sich die einzelnen Herzmuskelzellen beim Absterben als völlig

selbstständige Individuen verhalten, gerade wie die einzelnen Theilglieder polymerer Muskeln. Der durch den Schnitt hervorgerufene Erstarrungsprocess wird somit beim Herzen in sehr geringer Entfernung von der Wunde zum Stehen kommen, also viel früher abgelaufen sein, als bei gewöhnlichen, langfaserigen Muskeln, und es wird somit auch hier, wie bei polymeren Skeletmuskeln, die Grenzfläche zwischen todter und lebender Muskelsubstanz schliesslich durch die natürlichen Oberflächen, beziehungsweise Enden der nicht direct verletzten Zellen gebildet. Wollte man sich diesen Befunden zum Trotz dennoch auf den Standpunkt der Präexistenzlehre stellen, so bleibt nichts Anderes übrig, als anzunehmen, dass jede einzelne Zelle des Herzmuskels an ihren Endflächen mit einer parelektronomischen Schichte bekleidet ist, sowie man auch im Falle polymerer Muskeln annehmen müsste, dass zu beiden Seiten je einer sehnigen Inscription eine parelektronomische Schichte vorhanden ist. Zu einer solchen Annahme wird man sich aber ohne Noth wohl kaum entschliessen. Es geht also aus dem Verhalten polymerer Muskeln und des Herzens abermals hervor, dass sowohl die Theilglieder der ersteren als auch die zelligen Elemente des letzteren im unversehrten Zustande nach aussen elektromotorisch unwirksam sind.

Analoge Versuche, welche Engelmann an aus glatten Muskelzellen zusammengesetzten Organen anstellte, ergaben dasselbe Resultat. Auch hier sinkt, wie beim Herzen, die Kraft zwischen einem künstlichen Querschnitt und natürlichem Längsschnitt sehr rasch, um bei Anfrischung sofort wieder zu steigen, ein Verhalten, dass sich auch beim Schliessmuskel von Anodonta constatiren lässt. Es darf daher auch jede glatte Muskelzelle im unversehrten Zustande als stromlos gelten. Wenn bei Verletzung polymerer Muskeln der Längsquerschnittstrom gleich Null wird, wenn dem Fortschreiten des Erstarrungsprocesses durch die nächste Sehneninscription Halt geboten wird, so erhebt sich die Frage, ob es kein Mittel giebt, den vom künstlichen Querschnitt aus fortkriechenden Absterbeprocess eines monomeren Muskels ein Ziel zu setzen und so den Muskelstrom zu beseitigen. Der ausgeschnittene Muskel lässt sich allerdings nicht mehr retten, aber es wäre denkbar, dass bei Fortdauer der Blutcirculation ein querdurchschnittener Muskel heilen könnte. Engelmann (l. c.) fand nun in der That, dass auch gewöhnliche Skeletmuskeln (Sartorius vom Frosch) nach subcutaner Durchschneidung allmählich wieder stromlos werden; wenn aber unter dem Einfluss der normalen Ernährungsbedingungen sogar der künstliche Querschnitt seine negative Spannung verliert, so können gewiss nicht die natürlichen Faserenden während des ganzen Lebens der Sitz einer elektromotorischen Kraft sein.

Alle bisher besprochenen Thatsachen weisen daher übereinstimmend darauf hin, dass quergestreifte Muskeln im völlig unversehrten Zustande stromlos sind und dass der „ruhende Muskelstrom" an die Existenz künstlicher Querschnitte, seien diese nun mechanische, thermische oder chemische, gebunden ist.

Wenn wir nunmehr dazu übergehen, die zur Erklärung der elektromotorischen Wirkungen verletzter „ruhender" Muskeln bisher gemachten Versuche einer näheren Besprechung zu unterziehen, so muss vor Allem betont werden, dass eine der beiden bis in die letzte Zeit

sich schroff gegenüberstehenden Theorien gegenwärtig wohl als widerlegt gelten darf, wenigstens in der Form, in welcher sie ursprünglich von ihrem genialen Begründer Du Bois-Reymond aufgestellt worden ist. Mehr und mehr hat sich seit Hermann's grundlegenden Arbeiten die Anschauung Bahn gebrochen, dass bei den verwickelten Vorgängen innerhalb der lebenden Substanzen das chemische Geschehen zum Mindesten ebenso sehr Berücksichtigung verdient und finden muss, als die physikalischen Symptome desselben, und dass es nicht angeht, einer bestimmten Einzelerscheinung zu Liebe ein Gebilde, wie den lebenden Muskel oder Nerv, einem rein physikalischen Schema gleichzustellen und dem entsprechend zu behandeln. Dem ungeachtet muss jedoch schon des historischen Interesses wegen, sowie mit Rücksicht auf spätere Erörterungen, die „Molekulartheorie" Du Bois-Reymond's hier wenigstens in Kürze besprochen werden, umsomehr, als in neuerer Zeit der Versuch gemacht worden ist, dieselbe, wenn auch in einer wesentlich veränderten Form, wieder zu beleben (Bernstein). Es bietet sich ausserdem dabei erwünschte Gelegenheit, einige für das Folgende wichtige Thatsachen, betreffend die Vertheilung von Strömen in körperlichen Leitern, nachzutragen.

Wenn ein Körper, wie der querdurchschnittene Muskel, Sitz einer elektromotorischen Kraft ist, so handelt es sich offenbar in erster Linie darum, die daraus resultirende Vertheilung der Spannungen in demselben kennen zu lernen. Wie dies mit Hülfe eines gleichartigen ableitenden Bogens, d. h. eines solchen, der an sich und durch sein Anlegen an den feuchten Leiter keine Veranlassung zur Entwicklung von Spannungsdifferenzen giebt, durch Abtasten der Oberfläche des elektromotorisch wirkenden Leiters geschehen kann, wurde bereits oben ausführlich besprochen. Es bleibt jetzt nur noch übrig, zu erörtern, wie man aus der Vertheilung der Oberflächenspannungen auf den elektrischen Zustand des Inneren schliessen kann. Gehen wir bei dieser Betrachtung von einem regelmässigen Flüssigkeitscylinder aus, in dessen Innerem irgendwo, etwa in einem Punkt der Axe, eine elektromotorische Kraft wirksam sein soll, so lässt sich der Strömungsvorgang in der Ebene irgend eines Längsschnittes durch die bestehende schematische Zeichnung darstellen (Fig. 108). Befindet sich beispielsweise in (*A*) ein aus zwei verschiedenen Metallen zusammengesetzter kleiner Körper, so wird der ganze Flüssigkeitscylinder im Sinne der ausgezogenen Pfeile von Stromfäden durchsetzt sein, die in ihrer Gesammtheit natürlich in einander geschachtelte Flächen (Strömungsflächen) bilden. Entsprechend dem „Gefälle" herrscht in jedem Punkte dieser Strombahnen eine bestimmte positive bezw.

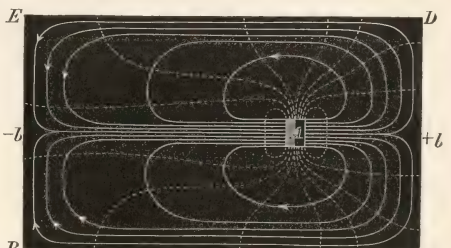


Fig. 108. Schema der Stromverzweigung in einem Flüssigkeitscylinder. (Nach Rosenthal.)

negative Spannung, und wir können daher leicht ein zweites System von Linien resp. Flächen erhalten, wenn alle Punkte gleicher Spannung auf den verschiedenen Stromcurven (Strömungsflächen) mit einander verbunden werden, wie dies durch die punktirten Linien angedeutet ist. Man bezeichnet diese letzteren Curven, auf welchen wegen des wachsenden Widerstandes die Intensität der Strömung um so geringer ist, je weiter sie nach der Mantelfläche des Cylinders hin gelegen sind, als Spannungs- oder isoelektrische Curven, deren Gesammtheit wieder ein System gekrümmter Flächen (Spannungsflächen, isoelektrische Flächen) bildet, welche die Strömungsflächen rechtwinklig schneiden. Die Durchschnittslinien der isoelektrischen Flächen mit dem Cylindermantel bilden hier gerade wie beim regelmässigen Muskelcylinder der Peripherie der Endflächen parallele Kreise, die Strömungscurven meridionale Linien. Doch lässt sich hieraus nicht sofort auch auf eine ganz bestimmte Lage der elektromotorischen Kraft schliessen, da eine analoge Vertheilung der Oberflächenspannungen noch in sehr vielen anderen Fällen vorkommen kann, wobei noch ausserdem fraglich bleibt, ob nur an einer oder an mehreren und vielleicht vielen Stellen im Innern des Körpers elektromotorische Kräfte wirksam sind. Thatsächlich entspricht allerdings jeder neuen Lage einer elektromotorischen Kraft ein anderes System von Strömungs- und Spannungscurven, bezw. eine andere Vertheilung der Oberflächenspannungen; da jedoch, wie Helmholtz gezeigt hat, bei einer Vielheit elektromotorischer Kräfte die Spannung jedes Punktes an der Oberfläche des Körpers der Summe aller Spannungen entspricht, welche an diesem Punkte durch jede der elektromotorischen Kräfte für sich allein erzeugt würde, so lassen sich vielfache Combinationen derselben denken, bei welchen stets dieselbe Vertheilung der Oberflächenspannung sich ergeben würde. Ueberlegt man nun die Fälle, wo ein cylindrisch geformter Körper eine ähnliche elektromotorische Wirksamkeit, wie der an beiden Enden mit künstlichem Querschnitt versehene parallelfaserige Muskel zeigen würde, so findet man, dass unter Anderem ein solider Kupfercylinder mit verzinkter Mantelfläche den gemachten Voraussetzungen entsprechen würde, so bald er in eine leitende Flüssigkeit, wie etwa verdünnte H_2SO_4, versenkt wird. Diese wird dann im Sinne des beistehenden Schemas (Fig. 109 *A*) von zahllosen Stromfäden durchzogen sein, welche sämmtlich von dem positiv elektrischen Zinkmantel zu den negativ elektrischen Kupferendflächen verlaufen und an der Oberfläche eine der am Muskelprisma beobachteten ganz analoge Spannungsvertheilung erzeugen. Genau dasselbe wird aber auch unter zwei anderen Voraussetzungen über die Lage der elektromotorischen Flächen der Fall

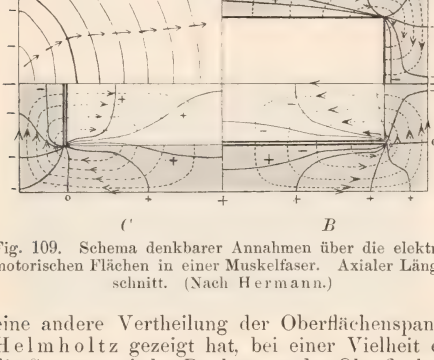


Fig. 109. Schema denkbarer Annahmen über die elektromotorischen Flächen in einer Muskelfaser. Axialer Längsschnitt. (Nach Hermann.)

sein. Man denke sich einen hohlen Cylinder aus Kupfer, dessen Mantelfläche von einem Zinkmantel umhüllt wird und welcher gefüllt ist mit angesäuertem Wasser; die ganze Vorrichtung sei wieder eingetaucht in angesäuertes Wasser. Dann entspricht das Schema (*B*) (l. c.) der Vertheilung der Spannungen. Ganz analog würde sich dieselbe endlich auch gestalten, wenn ein hohler Zinkcylinder mit verkupferten Endflächen unter gleichen Verhältnissen untersucht würde (*C* des Schemas Fig. 109). Welches dieser drei Schemata im Muskelcylinder thatsächlich verwirklicht ist, lässt sich durch den Versuch nicht so ohne Weiteres entscheiden. In Bezug auf die erste Annahme muss auch noch hervorgehoben werden, dass im Sinne der obigen Erörterungen der eine solide Cylinder auch durch eine beliebig grosse Anzahl kleiner, sämmtlich mit positivem Längsschnitt und negativem Querschnitt versehenen, cylindrischen oder rundlichen Körperchen („peripolare Molekeln") ersetzt werden kann, vorausgesetzt, dass dieselben etwa in der Art der beistehenden schematischen Zeichnung regelmässig angeordnet sind (Fig. 110 *a*). Mit Rücksicht auf die beim Muskel wirklich gegebenen anatomischen Verhältnisse würde sich die erste Annahme in der zuletzt erwähnten modificirten

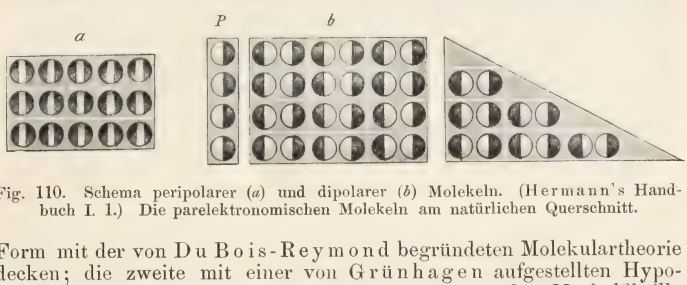


Fig. 110. Schema peripolarer (*a*) und dipolarer (*b*) Molekeln. (Hermann's Handbuch I. 1.) Die parelektronomischen Molekeln am natürlichen Querschnitt.

Form mit der von Du Bois-Reymond begründeten Molekulartheorie decken; die zweite mit einer von Grünhagen aufgestellten Hypothese, wonach ein elektromotorischer Gegensatz zwischen Muskelfibrille und umspülender Ernährungsflüssigkeit bestehen soll; die dritte endlich liegt der Hermann'schen Alterationstheorie zu Grunde, welche voraussetzt, dass am künstlichen Querschnitt selbst eine elektromotorische Kraft entwickelt wird.

Werden an der Oberfläche der indifferenten Umhüllung irgendwo zwei Punkte verschiedener Spannung durch einen ableitenden Bogen mit einander verbunden, so ergiesst sich durch denselben ein Stromzweig entsprechend einem Bruchtheil der im Innern wirkenden Kraft, da die Ströme, besonders in unmittelbarer Nähe der elektromotorischen Flächen, eine starke innere Abgleichung haben. Es ist daher, wie Hermann bereits hervorhob, in manchen Fällen wesentlich zu beachten, dass die inneren Ströme durch Compensation der abgeleiteten Stromzweige keineswegs beseitigt werden können. „Ein Muskel mit angelegtem Bogen, dessen Strom compensirt ist, verhält sich vielmehr so, als wäre der Bogen nicht vorhanden, und die Ströme gleichen sich im Innern ab."

Die von Du Bois-Reymond mit ausserordentlichem Scharfsinn und grösster Consequenz durchgeführte physikalische Theorie des Muskel- (und Nerven-)Stromes geht, wie schon früher erwähnt wurde, von der Erfahrung aus, dass jedes kleinste, der Untersuchung über-

haupt noch zugängliche Theilstück eines Muskelcylinders noch immer die gesetzmässigen Spannungsdifferenzen zwischen Längsschnitt und Querschnitt erkennen lassen. Es steht also nichts im Wege, sich den ganzen Muskel, beziehungsweise jede einzelne Faser desselben aus lauter kleinen Theilchen oder Molekeln zusammengesetzt zu denken, deren jedes elektromotorisch wirkt, und zwar in gleicher Weise, wie der ganze Muskelcylinder. Man kann sich dieselben entweder als Kugeln mit zwei negativen Polarzonen und positivem Aequator (peripolare Molekeln) denken, oder aber, wie es Du Bois-Reymond später mit Rücksicht auf gewisse noch zu erörternde Thatsachen that, annehmen, dass jede peripolar-elektromotorische Molekel aus je zwei dipolaren Theilchen besteht, welche sich ihre positiven Hälften zukehren (Fig. 110 *b*). Jeder künstliche Querschnitt würde dann immer zwischen zwei positive und nie zwischen zwei negative Flächen fallen. Im Uebrigen ist es ganz gleichgültig, welche Form man im Einzelnen den Molekeln zuschreibt, und man kann sich dieselben ebenso gut als Scheiben, wie als Kugeln denken. Erforderlich ist nur die regelmässige Anordnung derselben im Sinne der beistehenden Zeichnung (Fig. 110). Denkt man sich dann das ganze cylindrische oder prismatische Aggregat derartiger elektromotorisch wirkender Molekeln umhüllt von einer dünnen Schichte eines indifferenten Leiters (Perimysium, Sarkolemm, sowie am Querschnitt die abgestorbene Schichte), so wird, wie schon erwähnt, die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche durchaus den wirklich zu beobachtenden Verhältnissen entsprechen. Mit Hülfe dieser Hypothese gelingt es nun in der That, alle Erscheinungen des „ruhenden Muskelstromes" in einfacher Weise zu erklären, insbesondere auch die Thatsache der gleichsinnigen Wirksamkeit jedes kleinsten Muskelstückchens, sowie die sogenannten Neigungsströme an schrägen Querschnitten; Schwierigkeiten bietet aber schon die Deutung der Parelektronomie, die, wenn man an der Präexistenzlehre festhalten will, nur durch die weitere, oben bereits erwähnte Annahme erklärt werden kann, dass am natürlichen Querschnitt eine besonders geartete compensirende Schichte gelegen ist, welche sich Du Bois-Reymond durch „parelektronomische Molekeln" gebildet dachte, welche der Sehne positive Flächen zukehren und etwa aus den inneren Hälften der zu äusserst gelegenen dipolaren Molekel bestehen könnten. Besteht die parelektronomische Schichte aus einer ganzen Reihe säulenartig geordneter dipolarer Molekeln, so entsteht eine „parelektronomische Strecke". Bernstein (13) hat die Du Bois'sche Molekulartheorie in neuerer Zeit in einigen wesentlichen Punkten modificirt und als „elektrochemische Molekulartheorie" gewissermaassen neu zu begründen versucht. Ihm zu Folge hätte man sich den lebenden Faserinhalt „aus Längsreihen von Molekülen zusammengesetzt zu denken, welche sich zu Fibrillen von endlichem Durchmesser aggregiren und in einer ihnen adäquaten Flüssigkeit liegen, die gleichsam ihre Nährflüssigkeit ist (Paraplasma)". Sie werden durch Kräfte an einander gekettet, „welche der chemischen Affinität gleich oder ihr nahestehend gedacht werden können, und bestehen aus einem Kern von complicirter chemischer Zusammensetzung, identisch mit dem lebenden Eiweissmolekül Pflügers".

Die Längsseiten der im Sinne der beistehenden (Fig. 111) prismatisch gedachten Molekülkerne (*M*), deren Endflächen durch Sauer-

stoffatome chemisch locker an einander gekettet sein sollen, denkt sich Bernstein „beladen mit oxydablen N-freien Atomgruppen „etwa vergleichbar einem feinen Platinfaden, welcher in eine Atmosphäre von Wasserstoff eingetaucht wird". „Die von der Ernährungsflüssigkeit umgebenen Molekülreihen beziehen aus ihr beständig die für den Stoffwechsel nöthigen Ladungen". „Betrachtet man diese als elektropositiv gegenüber dem Molekülkern, die Sauerstoffatome dagegen als elektronegative Ladungen derselben, so ergiebt sich daraus der Ruhestrom des Muskels (und Nerven), wenn man den Längsschnitt mit einem künstlichen Querschnitt derselben verbindet. Es kann ausserdem noch angenommen werden, dass nach Anlegung eines künstlichen Querschnitts durch die Zerreissung der Molekülkette assimilirter Sauerstoff frei gemacht wird, welcher gegen den Molekülkern negative Spannung besitzen würde." Die Parelektronomie der Sehnenenden würde sich nach dieser Theorie erklären lassen, wenn man annimmt, „dass daselbst eine jede Molekülreihe in die benachbarte continuirlich übergeht (durch

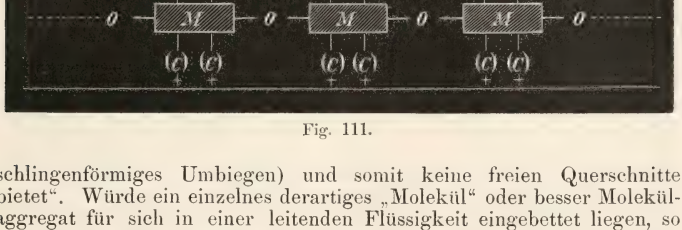


Fig. 111.

schlingenförmiges Umbiegen) und somit keine freien Querschnitte bietet". Würde ein einzelnes derartiges „Molekül" oder besser Molekülaggregat für sich in einer leitenden Flüssigkeit eingebettet liegen, so würde es sich, wie man sieht, in jeder Beziehung wie ein Du Bois'sches peripolares Molekül verhalten; in ihrer Gesammtheit sind dieselben jedoch nicht wie diese als von Molekularströmen umflossen zu denken, da ihre Spannungen nach allen Seiten neutralisirt erscheinen. Dieselben Einwände, welche sich gegen die ursprüngliche Molekulartheorie erheben lassen, müssen zum grossen Theil auch gegen die „elektrochemische" Umgestaltung derselben geltend gemacht werden, deren äusserst detaillirte Voraussetzungen über den chemischen Aufbau der lebendigen Substanz von vornherein zu schwerwiegenden Bedenken Anlass geben dürften.

Nach der von Grünhagen vertretenen Theorie würde, wie erwähnt, ein elektromotorischer Gegensatz zwischen jeder Primitivfibrille und der umgebenden Ernährungsflüssigkeit (Sarkoplasma) anzunehmen sein, wobei die letztere das positive, die Fibrille das negative Glied der Kette bilden würde. Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln würde sich nach dieser Theorie sehr einfach durch die allseitige Umhüllung der negativ elektrischen Fibrillen mit der positiven Ernährungsflüssigkeit erklären. Grünhagen's Anschauungen über die Ursache der elektromotorischen Wirkungen thierischer Gewebe nehmen ihren Ausgangspunkt von Versuchen an porösen Cylindern. Doch ist, wie Hermann hervorhebt, schwer zu ersehen, wie deren Resultate auf die beim Muskel gegebenen Verhältnisse Anwendung finden sollen. Grünhagen

fand nämlich, dass an cylindrisch-porösen Körpern während der Durchfeuchtung die Querschnitte (Endflächen) gegen Punkte der Mitte ihrer Längsoberfläche und ebenso auch asymmetrische Punkte der letzteren und ersteren unter einander sich elektrisch different, und zwar im Sinne des Muskelcylinders, verhalten. Diese Spannungsdifferenzen verschwinden, wenn der poröse Cylinder ganz mit Flüssigkeit imbibirt ist, und werden daher aufgefasst als eine Folge der Flüssigkeitsströmung durch die poröse Substanz. Aehnlich stellt sich nun Grünhagen auch das Verhältniss zwischen Fibrille und umgebender Ernährungsflüssigkeit vor.

In voller Uebereinstimmung mit allen bisher bekannten Thatsachen befindet sich dagegen die der dritten früher erörterten Annahme über den Sitz der elektromotorischen Kraft entsprechende Alterationstheorie von L. Hermann, welche alle elektromotorischen Wirkungen lebender Gewebe auf chemische Veränderungen der Substanz, ohne Rücksicht auf deren molekularen Bau, zurückführt. In Bezug auf den „ruhenden" Muskelstrom geht die Theorie von dem Satze aus, „dass die absterbende Substanz sich zur lebenden negativ verhält". Als Sitz der elektromotorischen Kraft würde demgemäss die Grenzfläche zwischen absterbender und lebender Substanz („Demarcationsfläche") zu betrachten sein. Hermann bezeichnet daher auch den „Ruhestrom" des Muskels als „Demarcationsstrom". Von sehr allgemeinen Gesichtspunkten aus hat neuerdings auch Hering (14) das Hermann'sche Erklärungsprincip behandelt. Für ihn hat der Satz von der Stromlosigkeit unversehrter ruhender Muskeln oder Nerven etc. den Sinn, „dass ein solches Gebilde einen nach aussen ableitbaren Strom nicht entwickelt, so lange sein Stoffwechsel, d. i. das innere chemische Geschehen in allen Theilen desselben, gleich ist. Jede Störung dieser Gleichheit bedingt das Entstehen ableitbarer Ströme". Mit Nachdruck betont ferner Hering den übrigens auch schon von Hermann seiner Zeit hervorgehobenen Umstand, dass eine Veränderung des chemischen Geschehens in einem Theil eines lebenden Continuums nicht bloss in der Art vorkommen kann, „dass derselbe sich nunmehr zu den unveränderten Theilen negativ, sondern ebensowohl in der Art, dass er sich zu letzteren positiv verhält". Bezeichnet man daher die in ihrem Chemismus von der übrigen Substanz abweichende Stelle als eine (relativ) alterirte, so muss man demgemäss „eine (relativ) positive und eine (relativ) negative Alterirung" unterscheiden, wobei noch hervorzuheben ist, dass nicht „die veränderte chemische Zusammensetzung diese Alterirung charakterisirt, sondern das veränderte chemische Geschehen, aus welchem sich allerdings eine veränderte Zusammensetzung ergeben kann". Wie an anderer Stelle (vergl. den Abschnitt über Ermüdung des Muskels) bereits ausgeführt wurde, unterscheidet Hering in jeder lebenden Substanz die aufsteigende Aenderung, die absteigende Aenderung und den Zustand des Gleichgewichtes. „Sowohl die aufsteigende als die absteigende Aenderung kann mit sehr verschiedener Geschwindigkeit erfolgen, je nachdem die auf die Einheit der Substanz bezogene Stärke der Assimilirung, die Stärke der gleichzeitigen Dissimilation, oder letztere die erstere mehr oder weniger übertrifft. Befinden sich alle Theile eines lebenden Continuums im Gleich-

gewichte oder verändern sie sich alle mit derselben Geschwindigkeit aufsteigend oder absteigend, so erzeugen sie keine ableitbaren Ströme. Jede Verschiedenheit aber in der Geschwindigkeit oder in der Richtung der Aenderung bedingt einen ableitbaren Strom." „Wir können uns demnach alle verschiedenen Geschwindigkeiten der positiven oder negativen Aenderung in einer Reihe geordnet denken, der Art, dass die schnellste aufsteigende Aenderung das obere, so zu sagen positive, die schnellste aufsteigende das untere, so zu sagen negative Ende der Reihe bildet." „Wenn wir nun zwei Theile eines lebenden Continuums, welche sich in Betreff des chemischen Geschehens verschieden verhalten, durch eine äussere Leitung mit einander verbinden, so geben dieselben ceteris paribus einen um so stärkeren Strom, je weiter die Zustände der beiden ableitend verbundenen Stellen in der erwähnten Reihe auseinander liegen, und es fliesst der positive Strom durch die äussere Leitung stets von derjenigen Stelle, deren Zustand dem positiven Ende der Reihe näher steht, zu derjenigen, deren Zustand dem negativen Ende näher steht." „Dies wäre also das allgemeine Gesetz aller vitalen Eigenströme der Nerven und Muskeln."

„Ein mit möglichster Schonung präparirter M. sartorius, z. B. der nicht mehr normal ernährt wird, befindet sich wahrscheinlich in einer, wenn auch sehr langsamen absteigenden Aenderung, weil die Dissimilirung die Assimilirung überwiegt; er geht also langsam dem Tode entgegen. Erfolgte seine absteigende Aenderung in allen Theilen genau mit derselben Geschwindigkeit oder Langsamkeit, so würde man selbst mit dem empfindlichsten Galvanometer keine Ströme an ihm nachweisen können.

Dieser ideale Fall ist natürlich in voller Strenge nie verwirklicht. Geht aber die Empfindlichkeit des Galvanometers nicht über eine gewisse Grenze hinaus, so lässt sich an einem solchen Muskel in der That kein Strom nachweisen, was sowohl Du Bois-Reymond wie spätere Beobachter gezeigt haben. Sobald wir dagegen einen Querschnitt am Muskel anbringen, tritt sofort an der Schnittstelle eine raschere absteigende Aenderung der Muskelsubstanz ein; der unmittelbar am Querschnitt liegende Theil stirbt ab. Dieser todte Theil gehört nicht mehr dem lebenden Continuum an und ist als ein hier unwesentliches Anhängsel desselben zu betrachten. Aber die raschere absteigende Aenderung und damit das Absterben schreitet, wie sich an der Muskelfaser unter dem Mikroskop zuweilen direct verfolgen lässt, langsam in der Faser vorwärts, und es findet daher nach dem Querschnitt hin immer eine schnellere absteigende Aenderung statt, als in der übrigen Faser. Daher verhält sich der Querschnitt negativ zur Längsoberfläche des Muskels."

Aber nicht bloss allgemeine theoretische Erwägungen sind es, welche, abgesehen von der ausserordentlichen Einfachheit, die Hermann-Hering'sche Auffassung vor allen anderen auszeichnen, sondern es lassen sich auch directe experimentelle Thatsachen zu Gunsten derselben anführen, die geradezu als Beweise gelten dürfen. Hierher gehört, abgesehen von allen bereits besprochenen Erfahrungen über die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln, zunächst ein Versuch von Hermann, welcher die Frage zu entscheiden sucht, ob die Entwicklung des Demarcationsstromes bei Anlegen eines künstlichen Quer-

schnittes eine merkliche Zeit erfordert, oder ob der volle Werth der Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und Querschnitt sofort nach der Verletzung gegeben ist, wie es unter der Voraussetzung der Präexistenz der elektromotorischen Kraft nothwendig der Fall sein müsste. Hermann construirte zu diesem Zwecke ein „Fallrheotom", wobei durch einen schweren Fallkörper der Achillessehnenspiegel des Gastrocnemius abgerissen und zugleich der Bussolkreis für eine kurze Zeit geschlossen wird. Erfolgt diese Schliessung einmal im Momente des Abreissens und dann bei schon vorhandenem Querschnitt, so ist im letzteren Falle die Ablenkung grösser als im ersten, woraus auf eine „Entwicklungszeit" des Muskelstromes geschlossen wird. Aehnliche Versuche hat Hermann mit gleichem Erfolg auch an parallelfaserigen Muskeln angestellt (15).

Ein sehr schlagender Beweis für die Richtigkeit der zuletzt entwickelten theoretischen Anschauungen über die Ursachen thierisch (und pflanzlich) elektrischer Ströme und zugleich ein entscheidender Grund zur Ablehnung jeder wie immer gearteten Molekularhypothese liegt ferner in dem von mir gelieferten Nachweis der directen Abhängigkeit des Muskelstromes von localen chemischen Veränderungen der Substanz. Wenn es richtig ist, dass die an Muskeln und Nerven, sowie auch an andern thierischen und pflanzlichen Gebilden unter Umständen nachweisbaren elektrischen Spannungsdifferenzen im Wesentlichen immer darauf zurückgeführt werden können, dass einander benachbarte Theile der lebendigen Substanzen sich in ihrem Chemismus verschieden verhalten, so muss von vornherein die Möglichkeit zugegeben werden, die daraus resultirenden elektromotorischen Wirkungen wieder zu vernichten, sofern es noch nicht zu einer die Wiederherstellung der normalen Beschaffenheit des chemisch veränderten Substanzantheils völlig ausschliessenden Zerstörung desselben gekommen ist. Es ist bekannt, dass auch der ausgeschnittene Muskel bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit besitzt, chemische, durch gewisse Eingriffe (Reize) bewirkte Veränderungen seiner Substanz wieder auszugleichen, worauf ja die „Erholung" eines „ermüdeten" Muskels beruht. Es wurde oben auch schon der interessanten Thatsache gedacht, dass man auch unabhängig von einer vorhergehenden Erregung einen Muskel in einen der Ermüdung ähnlichen Zustand zu versetzen vermag, indem man ihn der Einwirkung gewisser chemischer Substanzen („Ermüdungsstoffe") aussetzt, durch deren Entfernung mittels Auslaugen mit einer indifferenten Flüssigkeit es gelingt, die normale Erregbarkeit wieder herzustellen (Ranke). Es kam also wesentlich darauf an, zu untersuchen, inwieweit aus dem Nebeneinandersein chemisch veränderten, jedoch noch restitutionsfähigen Faserinhaltes einerseits und Faserinhaltes von normaler chemischer Beschaffenheit andererseits elektromotorische Wirkungen resultiren. Die beste Aussicht auf Erfolg schien die von J. Ranke näher untersuchte „chemische Muskelermüdung" durch Kalisalze oder Milchsäure zu versprechen, deren auffallende Einwirkung auf die Erscheinungen der polaren Erregung durch den Strom bereits früher ausführliche Besprechung fand. In der That zeigte sich sofort, dass sich schon nach kurzdauerndem Eintauchen des einen Endes eines stromfreien Sartorius in einen wässerigen Auszug von Muskelfleisch oder stark verdünnte Lö-

sungen verschiedener Kalisalze (KNO_3, KH_2PO_4, KCl) dasselbe stark negativ gegen jeden anderen Punkt des Muskels verhielt. Die Grösse der Ablenkung war in vielen Fällen nur um weniges geringer, als wenn an einem mit künstlichen Querschnitt versehenen Sartorius der ableitende Bogen die Schnittfläche mit einem entsprechenden Oberflächenpunkt verbindet. Wir sehen also hier verminderte Erregbarkeit Hand in Hand gehen mit Negativität der Muskelsubstanz, und wie sich jene einfach durch Auslaugen mit physiologischer NaCl-Lösung beseitigen lässt, so ist dasselbe auch hinsichtlich des Stromes der Fall. Schon nach wenigen Minuten erscheinen die Spannungsdifferenzen bis auf Spuren verschwunden, welche bei längerem Auswaschen auch noch zu beseitigen sind, so dass nun der Muskel wie zu Beginn des Versuches vollkommen stromlos und von normaler Erregbarkeit ist. Dasselbe Resultat lässt sich auch am stromlosen (parelektronomischen) Gastrocnemius durch Bepinseln des Achillessehnenspiegels mit den betreffenden Flüssigkeiten erzielen, und es ist der dann entstehende aufsteigende Strom ausserordentlich kräftig und durchaus von gleicher Ordnung wie der gewöhnliche Demarcationsstrom (16). Gerade dieser Umstand aber ist es nun, der die Thatsache um so bedeutungsvoller erscheinen lässt, dass es so leicht gelingt, die „Kalieströme" durch Auswaschen mit einer indifferenten Flüssigkeit vollständig zu beseitigen, was sich in besonders auffallender Weise wieder am Gastrocnemius zeigen lässt, indem es genügt, denselben, nachdem die Muskelsubstanz am Achillesspiegel durch kurzes Bepinseln mit einer verdünnten Kalisalzlösung stark negativ geworden ist, während einiger Minuten mit $^3/_4$ % NaCl-Lösung abzuspülen, um bei abermaliger Prüfung mittels des Galvanometers den ursprünglichen, stromlosen Zustand vollständig wieder hergestellt zu sehen. Es beweist dies, dass der nachtheilige Einfluss der Lösung sich nur auf die äussersten Enden der sich schräg inserirenden Fasern erstreckt haben konnte. Nach diesen Erfahrungen erscheint nun auch die stromentwickelnde Eigenschaft jedes künstlichen Muskelquerschnittes leicht erklärlich, da sich bei der Erstarrung der Muskelsubstanz stets saures Kaliumphosphat bildet.

Im Gegensatze zu den „Kalieströmen" scheinen die durch gleiche Behandlung stromloser Muskeln mit sehr verdünnten Säurelösungen (etwa Milchsäure) hervorzurufenden Spannungsdifferenzen auf viel eingreifenderen chemischen Veränderungen der Muskelsubstanz zu beruhen, denn sie lassen sich durch noch so langes Auswaschen nicht wieder beseitigen, obschon sie an sich schwächer sind, als die durch Kalisalze bedingten.

Du Bois-Reymond stellte seiner Zeit die Behauptung auf, dass es für die chemische Angreifbarkeit der Muskelsubstanz durch irgend eine Flüssigkeit kaum ein empfindlicheres Prüfungsmittel gebe, als den natürlichen Querschnitt eines parelektronomischen Muskels damit zu benetzen und die Veränderungen zu beobachten, die dadurch in dem elektrischen Zustande des Querschnittes hervorgerufen werden. Von diesem Gesichtspunkte aus müssen daher die Kalisalze im Allgemeinen als entschiedene Muskelgifte angesehen werden, während die entsprechenden Natriumverbindungen in gleicher Verdünnung nahezu unschädlich sind und in manchen Fällen sogar einen entschieden erregbarkeitssteigernden Einfluss besitzen (Na_2CO_3). Gerade dieses letz-

teren Umstandes wegen darf man aber eine Flüssigkeit nicht als ganz indifferent für den Muskel ansehen, wenn dieselbe bei örtlicher Application keine merkliche Stromentwicklung bedingt. Selbst die physiologische NaCl-Lösung (von 0,5—0,7 %), welche bei stundenlang andauernder Einwirkung auf den natürlichen Querschnitt eines unversehrten, stromlosen Muskels niemals zu einer auch nur spurweisen Entwicklung eines Demarcationsstromes Anlass giebt, wirkt nach Beobachtungen von F. S. Locke (17) schon deutlich erregbarkeitssteigernd, was bei Anwendung stärkerer Lösungen seit lange bekannt ist. Sicher darf man aber die stromentwickelnde Kraft einer Lösung als Maassstab ihrer Schädlichkeit für den Muskel gelten lassen, und wenn Nasse eine 0,7 % Lösung von KCl oder KNO_3 für gleich günstig hält, wie eine 0,2—1,5 % Lösung von NaCl, so kann man dem auf Grund der Galvanometerversuche gewiss nicht beistimmen. Wenn man das untere Ende eines curarisirten Sartorius in eine selbst 2 % Lösung von NaCl taucht, so beobachtet man auch nach 10—20 Minuten noch keinen merklichen Demarcationsstrom oder selbst eine geringe entgegengesetzte Ablenkung im Sinne eines im Muskel absteigend gerichteten Stromes. Auch Engelmann hat bei seinen Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der unverletzten Oberfläche des Froschherzens gefunden, dass NaCl-Lösungen, deren Gehalt 0,6 % übersteigt, die damit berührte Stelle positiv elektrisch gegenüber andern Punkten der Herzoberfläche machen. Noch weniger deletär als NaCl wirken auf die Muskelsubstanz andere neutrale Natron-Salze, wie z. B. Na_2SO_4 und $NaNO_3$, die selbst in starken Lösungen (4—12 %) nur in geringem Grade stromentwickelnd wirken, wenn man etwa den Erfolg der localen Behandlung des M. sartorius mit der Wirkung gleichstarker Lösungen von NaCl oder gar der entsprechenden Kalisalze vergleicht. Auch das alkalische, kohlensaure Natron, unter dessen Einfluss die Erregbarkeit quergestreifter Muskeln ausserordentlich gesteigert wird, wirkt in verdünnter Lösung entweder gar nicht stromentwickelnd oder bedingt sogar einen schwachen verkehrten Strom im Sinne einer Positivität des eingetauchten Muskelendes (18).

Fast allgemein ist die Meinung herrschend, dass das destillirte Wasser eine die Muskelsubstanz sehr rasch und energisch angreifende Substanz sei; so schliesst z. B. Kühne aus dem Umstande, dass seinen Beobachtungen zu Folge ein in destillirtes Wasser getauchter Sartorius vom Frosch früher seine Erregbarkeit einbüsst, als ein zur selben Zeit in Salpetersäure (1 pro mille) getauchter Muskel, dass das Wasser schneller zerstörend wirke, als die verdünnte Säure, und Du Bois-Reymond giebt an, dass ein Gastrocnemius, eingetaucht in destillirtes Wasser (bei 15° C.), binnen einer Stunde wirklich todtenstarr und sauer gefunden werde. Folgerichtig hätte man daher auch erwarten sollen, dass, wenn die Stromentwicklung an einem „parelektronomischen" Muskel nur auf Zerstörung einer am natürlichen Querschnitt vorhandenen besonderen Schicht beruht, bei Benetzung desselben mit destillirtem Wasser in kurzer Zeit ein kräftiger, gesetzmässiger Strom nachweisbar sein müsste, da ja erfahrungsgemäss die stromentwickelnde Eigenschaft einer Flüssigkeit von deren Leitungsvermögen völlig unabhängig ist. Dem widersprachen jedoch zum Theil schon die Versuche Du Bois-Reymond's, indem die Entwicklung des Stromes parelektronomischer Muskeln bei Eintauchen derselben

in destillirtes Wasser nur träge und schwach erfolgte. Noch besser eignet sich der Sartorius. Taucht man das Knieende in Wasser, so macht sich schon kurze Zeit nachher eine Volumszunahme desselben bemerkbar, und man findet es dann regelmässig schwach positiv gegen Punkte der normalen Oberfläche. Nach längerer Dauer der Wasserwirkung (20—40 Minuten) erscheint der betreffende Muskelabschnitt stark gequollen und nahezu doppelt so breit als vorher; er sieht weisslich trübe aus und trägt alle äusseren Zeichen der Starre an sich. Gleichwohl zeigt sich auch jetzt der partiell wasserstarre Muskel elektromotorisch ebenso unwirksam wie vorher, oder es treten noch später schwache Spuren eines gesetzmässigen Demarcationsstromes hervor. Selbst nach stundenlanger Einwirkung destillirten Wassers sind die nachweisbaren Spannungsdifferenzen der beiden Muskelabschnitte trotz der so ausserordentlich auffälligen Unterschiede ihrer physikalischen Eigenschaften nur verhältnissmässig unbedeutend und nicht zu vergleichen mit jenen, welche dem gewöhnlichen Demarcationsstrom zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt zu Grunde liegen (18).

Wenn man sich erinnert, dass alle bisher bekannten Mittel, durch welche es gelingt, die contractile Substanz des Muskels in den Zustand der Erstarrung zu versetzen (Erwärmung auf 40° C., Behandlung mit Chloroform, Säuren u. s. w.), bei örtlicher Einwirkung immer auch zur Entwicklung kräftiger Demarcationsströme Anlass geben, so muss die elektromotorische Unwirksamkeit des partiell wasserstarren Sartorius als höchst auffällig bezeichnet werden, da sie sich, wie es scheint, mit einer chemischen Theorie des Muskelstromes nicht wohl würde vereinen lassen. Demgegenüber muss jedoch hervorgehoben werden, dass der Zustand der „Wasserstarre" nicht ohne Weiteres mit jener tiefgreifenden chemischen Veränderung der Muskelsubstanz identificirt werden kann, welche das Wesen der spontanen oder Zeitstarre, sowie auch der Wärmestarre ausmacht. Dies geht einerseits aus dem Umstande hervor, dass die Säuerung, wenn sie überhaupt auftritt, doch keineswegs gleichen Schritt hält mit der fortschreitenden Entwicklung der „Starre", während andererseits die Möglichkeit der Wiederherstellung der Erregbarkeit wasserstarrer Muskeln durch einfache Wasserentziehung (durch 2 % NaCl-Lösung) dafür spricht, dass auch die Gerinnungserscheinungen anderer Natur sind, als bei den gewöhnlichen Starreformen. In überzeugendster Weise wird aber die Verschiedenheit der Wasserstarre und anderer Starreformen durch den Umstand dargethan, dass Froschmuskeln selbst in einem sehr vorgerückten Stadium der Wasserstarre (nach einer Stunde und später) in demselben Sinne und in fast gleichem Grade elektromotorisch wirksam werden können, wie unversehrte Muskeln. Wenn man das untere Ende eines vertikal aufgehängten Sartorius etwa 30 Minuten lang in destillirtes Wasser taucht, so erweist sich, wie erwähnt, der Muskel bei Ableitung vom geometrischen Aequator und dem wasserstarren Abschnitt in der Regel stromlos, oder er zeigt einen schwachen verkehrten Strom. Erwärmt man nun einen Theil des gewässerten Muskelabschnittes durch Eintauchen in Wasser von 40° C., so findet man den Muskel bei gleicher Ableitung wie vorher stets elektromotorisch wirksam; das Gleiche ist der Fall nach Durchquetschen oder Durchschneiden des wasserstarren Endes. Es kann daher wohl keinem Zweifel unterworfen sein, dass

in chemischer Hinsicht ein durchgreifender Unterschied besteht zwischen dem durch die Einwirkung destillirten Wassers bewirkten starreähnlichen Zustande und der wirklichen Todtenstarre eines Muskels, nach deren völliger Entwicklung die Möglichkeit elektromotorischer Wirksamkeit gänzlich ausgeschlossen erscheint.

Wenn diese letztere demnach sicher als eine Eigenschaft des lebenden Muskels betrachtet werden muss, so darf es als um so bemerkenswerther gelten, dass sie keineswegs an das Erhaltensein aller Lebenseigenschaften desselben gebunden ist. Es lässt sich nämlich zeigen, dass der Demarcationsstrom im Zustande der Unerregbarkeit des Muskels nach Chloroform-, Aether- oder Amyleneinwirkung in normaler Richtung und Stärke fortbesteht. Ranke, welcher diese auffallende Thatsache zuerst beobachtete, setzte stets den ganzen, unversehrten Frosch der Einwirkung der Dämpfe der genannten Anästhetica aus und untersuchte in verschiedenen Stadien der Narcose. Rascher kommt man zum Ziele, wenn man den freipräparirten, mit künstlichem Querschnitt versehenen Sartorius nebst den ableitenden Pinselelektroden und einem Schälchen mit Aether unter einen nicht zu kleinen Glassturz bringt. Man überzeugt sich dann leicht, dass die Spannungsdifferenzen zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt zu einer Zeit, wo bei dem Muskel alle sichtbaren Erregungserscheinungen gänzlich fehlen, nicht in irgend erheblichem Grade vermindert, ja unter Umständen sogar verstärkt erscheinen (19).

Während die Contractilität und das Leitungsvermögen in der Regel schon nach 10—15 Minuten gänzlich erloschen zu sein pflegen, lässt sich selbst nach stundenlanger Einwirkung von Aetherdämpfen nur eine sehr geringe Schwächung des Demarcationsstromes nachweisen, was um so bemerkenswerther ist, als man sonst sieht, dass ganz allgemein alle diejenigen Einflüsse, welche die Erregbarkeit herabsetzen, auch schwächend auf den Muskelstrom einwirken. Wenn nun in der Aethernarcose ein Muskel, dessen Erregbarkeit anscheinend vollkommen aufgehoben ist, nichtsdestoweniger wie unter normalen Verhältnissen elektromotorisch wirkt, so sieht man sich zu der Annahme gedrängt, dass die Veränderungen der chemischen Thätigkeit der Muskelsubstanz, welche in der Nähe einer Schnittfläche unter allen Umständen angenommen werden müssen, auch während der Aethernarcose in derselben Weise wie unter normalen Verhältnissen stattfinden können. In gleichem Sinne spricht auch die Thatsache, dass locale Behandlung mit Kalisalzen in entsprechend verdünnter Lösung auch den Aethermuskel an der betreffenden Stelle negativ macht. Berücksichtigt man ferner noch das Erhaltenbleiben der normalen physikalischen Eigenschaften des narcotisirten Muskels zu einer Zeit, wo selbst bei stärkster Reizung keine Spur sichtbarer Gestaltveränderung erfolgt, so erscheint die Thatsache nicht so befremdend, dass ein Muskel auch in tiefster Narcose noch elektromotorisch zu wirken vermag, wenngleich ein Theil der normalen Lebenseigenschaften dadurch wesentlich beeinträchtigt oder gänzlich aufgehoben wird. Denn giebt man zu, dass der „Ruhestrom" einer partiellen „Alterirung" der Substanz seine Entstehung verdankt, so wird man folgerichtig in allen jenen Fällen einen solchen noch erwarten dürfen,

wo es sich um Präparate handelt, deren normale, chemische Zusammensetzung nicht wesentlich gestört wurde, und dies muss man ebensowohl bei Aetherbehandlung wie nach Quellung des Muskels in Wasser voraussetzen. Es werden später noch Thatsachen mitzutheilen sein, welche darauf hinweisen, dass durch die Narcose in erster Linie das Leitungsvermögen und die Contractilität des Muskels aufgehoben werden, während die örtliche Erregbarkeit in dem Sinne erhalten bleibt, dass unter dem Einfluss äusserer Reize noch gewisse chemische Veränderungen entstehen, welche unter Anderem mit Negativität der betreffenden Stellen Hand in Hand gehen.

II. Die Actionsströme der Muskeln.

Von einer ausführlichen Darstellung der älteren Geschichte aller Bemühungen, bei der Muskelcontraction elektrische Wirkungen nachzuweisen, darf hier um so eher Umgang genommen werden, als dieselbe, wie die Geschichte des „ruhenden Muskelstromes", von Seite Du Bois-Reymonds im II. Theil seiner Untersuchungen eine eingehende und mustergiltige Darstellung erfahren hat. Es sei daher nur erwähnt, dass schon im Jahre 1837 Prevost im Anschluss an gewisse Beobachtungen von Ampère eine elektrische Theorie der Muskelzusammenziehung aufstellte, die insofern von Interesse ist, als sie zeigt, bis zu welchem Grade unter Umständen die Anschauungen auf physiologischem Gebiete durch herrschende physikalische Theorien beeinflusst werden. Prevost glaubte sich durch mikroskopische Untersuchung überzeugt zu haben, dass die Querstreifung der Skeletmuskelfasern lediglich der optische Ausdruck parallel nebeneinanderliegender Nervenendschlingen sei, die sich in dem Momente gegenseitig anziehen, wo ein elektrischer Strom das ganze System von Schlingen in derselben Richtung durchfliesst. Um diesen Strom nachzuweisen, stiess Prevost „eine sehr feine unmagnetische Nadel in den Schenkel eines Frosches in der Richtung der Fasern ein; die Spitze ragte hervor und war mit Eisenfeile umgeben"; im Augenblicke, wo durch Verletzung des Rückenmarkes eine heftige Zusammenziehung hervorgerufen wurde, ordnete sich, wie Prevost angiebt, die Eisenfeile um die Spitze der Nadel an, als ob sie magnetisch geworden wäre. Eine ganz ähnliche Theorie erfand 1844 Wharton Jones (Du Bois l. c. p. 10). „Seiner Ansicht nach, die sich an Bowman's Beobachtungen (Zusammensetzung der Muskelfasern aus „discs") knüpft, bestehen die Muskelfasern aus säulen- oder geldrollenartig aneinander gereihten Scheiben, welche durch eine biegsame und elastische Substanz verbunden sind, die ihnen gestattet, sich einander zu nähern oder zu entfernen. Diese Scheiben würden nach Jones unter dem Einfluss der Nerven zu Elektromagneten, und ihre gegenseitige Anziehung bewirke die Verkürzung des Muskels. Zwar seien diese Elektromagnete („Appareils nevro-magnetiques") nicht allseitig von den Nerven umgeben, wie die eisernen es mit Kupferdraht zu sein pflegen; dies beweise jedoch nur, dass die Natur schon mit der einfacheren Anordnung auszukommen vermocht habe. Der erste grosse Fortschritt auf diesem Gebiete ist wieder jenem unermüdlichen Forscher zu verdanken, der fast gleichzeitig mit Du Bois-Reymond auch den

Muskelstrom entdeckte. Nachdem C. Matteucci seit 1838 sich mannigfach bemüht hatte, elektrische Wirkungen bei der Muskelthätigkeit nachzuweisen, und unter Anderem auch die Prevost'schen Versuche in verschiedener Form, jedoch stets mit negativem Erfolge, wiederholt hatte, gelang es ihm endlich, eine Thatsache zu finden, welche mit einem Schlage die gewünschte Entscheidung zu bringen schien. Am 28. Februar 1842 theilte Matteucci der Pariser Akademie die Beschreibung eines Versuches mit, der zu den schönsten und interessantesten der Experimentalphysiologie gezählt werden muss. Es handelte sich um die „secundäre Zuckung", wie Du Bois-Reymond später die Thatsache nannte, dass ein Froschschenkel, dessen Nerv auf die Muskeln eines zweiten Schenkels gelegt wird, lebhaft zuckt, wenn der letztere erregt wird. Von einer Commission der Akademie, der auch der ältere Bequerel angehörte, wurde Matteucci in demselben Jahre der Preis für Experimentalphysiologie zuerkannt, und speciell der genannte Physiker zog aus dem Versuch, dessen Richtigkeit allseitig bestätigt wurde, den Schluss, „dass im Augenblicke der Zusammenziehung eine elektrische Entladung in dem Muskel vor sich gehen müsse, und dass ein Theil derselben seinen Weg durch den Nerven des zweiten Frosches nehme"; Matteucci hatte bereits beobachtet, dass die secundäre Zuckung durch feuchtes Fliesspapier nicht verhindert werde, wohl aber durch Goldplättchen oder Nichtleiter, welche zwischen den Nerven des secundären Präparates und den Muskel des primären gelegt werden. Offenbar standen diese Erfahrungen mit der erwähnten Auffassung in voller Uebereinstimmung. Matteucci war nun seinerseits lebhaft bestrebt, für die vermeintliche Elektricitätsentwicklung bei der Zusammenziehung, welche Bequerel direct in eine Parallele mit dem Schlag der Zitterfische gestellt hatte, immer neue Beweise beizubringen. Schon 1845 erschien eine neue Abhandlung in englischer Sprache über die „inducirte Zuckung", wie sie Matteucci jetzt nannte. Er findet das Eintreten derselben von der Art der Lagerung des secundären Nerven auf dem Muskel des primären Präparates unabhängig; man kann jenen der Faserung parallel oder quer oder irgendwie verschlungen anlegen, immer erfolgt die secundäre Zuckung. Matteucci schnitt mit einem Rasirmesser eine Scheibe Muskelfleisch vom Oberschenkel ab; die secundäre Zuckung blieb nicht aus, als der stromprüfende Nerv nur die Schnittfläche berührte. Er sah ferner auch Zuckungen 3. und 4. Ordnung, wenn er auf den Gastrocnemius des stromprüfenden Präparates den Nerven eines zweiten, auf den Muskel dieses den Nerven eines dritten legte und nun den primären Nerven reizte. Mit Rücksicht auf die vermuthlich elektrische Natur der secundären Zuckung benetzte Matteucci die Oberfläche des primären Muskels mit verschiedenen leitenden und nichtleitenden Flüssigkeiten, z. B. Serum, Blut, Oel und verdünntem Alkohol, Firniss, Terpentinöl etc., in welche dann der Nerv des secundären Präparates gebettet wurde. Keine einzige sah Matteucci die Zuckung aufheben, wohl aber vermochte dies das dünnste Blättchen eines festen Körpers, wie Glas, Glimmer etc. Durch Froschhaut gelang es wie durch Fliesspapier secundäre Zuckung zu erhalten. Diese letzteren Beobachtungen machten Matteucci an der bis dahin festgehaltenen Anschauung von dem elektrischen Ursprung der secundären Zuckung völlig irre, und er

glaubte nun eine ganz besondere durch Fernwirkung sich manifestirende Kraft gefunden zu haben, welche von dem Muskel im Augenblick der Zusammenziehung ausgeht, wesshalb er denn auch vorschlug, die von ihm entdeckte Erscheinung als „inducirte Zuckung“ zu bezeichnen.

Bis zu diesem Zeitpunkte hatte Matteucci keine Kenntniss von einer Entdeckung, welche Du Bois-Reymond im Jahre 1842 bei Weiterverfolgung einer älteren Angabe des italienischen Forschers gemacht hatte. Schon 1838 hatte nämlich Matteucci gefunden, dass der aufsteigende „Froschstrom“ (courent propre), welchen Nobili

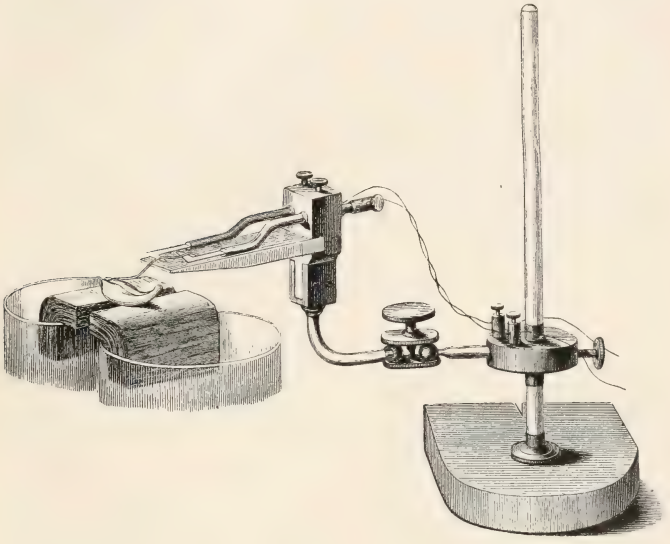


Fig. 112.

1827 mittelst des Schweigger'schen Multiplicators am galvanischen Präparate nachgewiesen hatte, und den Du Bois auf die Ströme der einzelnen Muskeln zurückführte, während einer tetanischen Contraction derselben fehlt oder doch wesentlich geschwächt erscheint (später glaubte er sich vom Gegentheil überzeugt zu haben). Du Bois-Reymond, welcher unterdessen das „Gesetz des Muskelstroms“ formulirt hatte, legte sich nun folgerichtig die Frage vor: wie verhält sich der Muskelstrom während dauernder Erregung? Die erste Bekanntmachung der wesentlichsten Resultate dieser Untersuchungen erfolgte 1842 in einem „vorläufigen Abriss“. Es hatte sich dabei herausgestellt, dass der Längsquerschnittsstrom des M. gastrocnemius bei tetanisirender Reizung des zugehörigen Nerven während der Contraction zwar bei Weitem nicht verschwindet, allein doch merklich an Intensität abnimmt.

Der Grundversuch, um den es sich hier handelt, war in der ursprünglichen Form in folgender Weise angeordnet (Fig. 112). Der Gastrocnemius liegt mit Längsschnitt und künstlichem (bezw. angeätztem natürlichen) Querschnitt auf den Bäuschen der Zuleitungsgefässe; das centrale Ende des Nerven wird über Platinelektroden gebrückt, welche ihrerseits mit dem die tetanisirenden Ströme liefernden Apparat in Verbindung stehen. Das Ergebniss des Versuches ist nun stets eine deutliche Abnahme des Muskelstromes während des Tetanus, eine negative Schwankung desselben, die sich durch einen Rückschwung der Nadel des Multiplicators bezw. des Magnetringes am Galvanometer kundgiebt. Alle überhaupt möglichen Fehlerquellen und Einwände gegen die Beweiskraft dieses Versuches wurden von Du Bois-Reymond mit gewohnter Gründlichkeit geprüft und erwogen und über jeden Zweifel festgestellt, dass es sich in der That um eine mit dem Erregungszustand verknüpfte Verminderung der elektromotorischen Kraft handle. Bei späteren Versuchen bediente sich Du Bois zur Untersuchung der negativen Schwankung mit gleichem Erfolge an Stelle des complicirt gebauten Gastrocnemius regelmässig parallelfaseriger Oberschenkelmuskeln, deren Gestaltveränderung durch Ausspannen zwischen zwei Fixationspunkten dauernd verhindert wurde. Einen wesentlichen Vortheil gewährt dabei das von Du Bois eingeführte Verfahren der Compensation des „Ruhestromes", wobei sich die negative Schwankung als eine der ursprünglich vorhandenen gegensinnige Ablenkung verräth, deren zeitlicher Verlauf, bei aperiodisch schwingendem Magneten Anfangs beschleunigt, in der Folge allmählich langsamer wird. Bei Fortdauer der Reizung erfolgt dann eine langsame Rückkehr zur Ruhelage, die unter Umständen noch während der Schliessung des Reizkreises, andernfalls aber erst nach Oeffnung desselben wieder erreicht wird; doch ist dies kaum jemals vollständig der Fall. Gewöhnlich bleibt eine dauernde Verminderung des Muskelstromes zurück (negative Nachwirkung), deren Grad von der Stärke der vorhergehenden Reizung abhängt.

Die nächstliegende Annahme betreffs der Deutung des Rückschwunges des Magneten während des Tetanus würde offenbar die sein, dass es sich um eine dauernde, gleichmässig während der Reizung anhaltende Abnahme des Längsquerschnittsstromes handelt. Man durfte dann mit Berücksichtigung der bekannten Eigenthümlichkeit des physiologischen Rheoskops, vorwiegend nur auf das Entstehen und Verschwinden sowie plötzliche Dichtigkeitsschwankungen eines Stromes zu reagiren, erwarten, dass es gelingen würde, den stromprüfenden Schenkel zum Zucken zu bringen durch die rasche Stromabnahme im Beginn des Tetanus, wenn der Nerv in passender Weise über Längsschnitt und Querschnitt des erregten Muskels gebrückt wurde. Dagegen lässt sich dies kaum am Ende des Tetanus erwarten, da der Muskel nur allmählich in seinen ursprünglichen Zustand zurückkehrt. Dieser Versuch, welchen Du Bois-Reymond anstellte, lieferte nun ein den erwähnten Voraussetzungen nicht entsprechendes, sehr auffallendes Resultat. Der stromprüfende Schenkel zuckt nämlich nicht nur im Beginn des Tetanus, sondern er geräth selbst in secundären Tetanus während der ganzen Dauer des primären. Ist dieser kein „vollkommener", so dass noch jede Einzelzuckung deutlich erkennbar

bleibt, und verbindet man den Muskel einerseits mit dem Galvanometer, andererseits mit dem physiologischen Rheoskop, so beantwortet dieses jede primäre Zuckung mit einer secundären, während der Magnet in Folge seiner Trägheit nur einfach im Sinne der negativen Schwankung zurückschwingt. Man darf, ja muss daher annehmen, dass auch bei vollkommenster Verschmelzung der sichtbaren Contractionen des primären Muskels zum stetigen Tetanus, jedem Reizanstoss eine von der nächstfolgenden zeitlich gesonderte, äusserst kurz dauernde negative Schwankung entspricht, so dass demnach der Muskelstrom so zu sagen im Rhythmus der tetanisirenden Reize auf- und abschwankt, wodurch zugleich bewiesen ist, dass, ungeachtet der scheinbar ganz stetigen Contraction des Muskels im Tetanus, dieser doch discontinuirlichen Zustandsänderungen seine Entstehung verdankt, die sich vor Allem durch das geschilderte galvanische Verhalten verrathen. Bei dieser Gelegenheit tritt die ausserordentliche Ueberlegenheit des physiologischen Rheoskops gegenüber allen anderen bis dahin bekannten physikalischen, stromprüfenden Apparaten in das hellste Licht, und es ist in der That erst in neuester Zeit gelungen, Vorrichtungen zu finden, welche sich hinsichtlich der Möglichkeit, kurzdauernde, insbesondere sehr rasch aufeinander folgende Stromschwankungen nachzuweisen, mit dem gerade die flüchtigsten elektrischen Veränderungen am sichersten anzeigenden physiologischen Rheoskop messen können. Die beistehende graphische Darstellung (Fig. 113) giebt eine klare Vorstellung vom Verhalten des Muskelstromes im Tetanus, wie es aus der Beobachtung des secundären Tetanus gefolgert werden muss. „Stellt die Abscisse *o t* die Zeit vor, auf welche die Grösse des Stromes in jedem Augenblicke als Ordinate bezogen ist, entspricht ferner *o a* der beständigen Grösse des Muskelstromes im Zustand der Ruhe: dann ist es, damit eine blosse Abnahme der Multiplicatorwirkung stattfinde, gleichgültig, ob *o a* stetig kleiner wird, wie es in *b p g* angedeutet ist, oder ob dies stossweise geschieht, wobei der Strom viel tiefer, ja selbst bis unter die Abscissenaxe sinken kann, was Umkehr der Stromesrichtung bedeutet. Die Wirkung auf das Galvanometer wird in beiden Fällen die gleiche sein. Ganz anders verhält es sich aber mit dem physiologischen Rheoskop. Die Gestalt der Curve *b p g* könnte niemals Tetanus im stromprüfenden Schenkel hervorbringen; wir sind also zu der Annahme genöthigt, dass es die Gestalt der gezackten Curve, aber mit constanter, noch unbekannter Tiefe der Einbiegungen, sei, welche in Wirklichkeit beim Tetanisiren stattfinde“ (Du Bois-Reymond). Um den thatsächlichen Verhältnissen Rechnung zu tragen, muss auch noch berücksichtigt werden, dass in Folge der Nachwirkung jede einzelne elementare Schwankungscurve

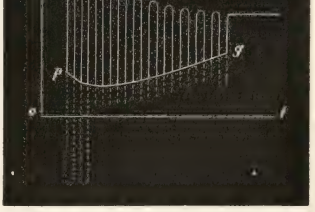


Fig. 113. Negative Schwankung im Tetanus. (Nach Hermann.)

sich nicht wieder zum anfänglichen Ordinatenwerth erhebt, so dass die Fusspunkte der einzelnen Curven auf einer treppenförmig absteigenden Linie liegen, wie Fig. 113 zeigt. Auf diese Thatsachen und Erwägungen gestützt, glaubte nun Du Bois-Reymond eine allgemein gültige Theorie der secundären Zuckung Matteucci's aufstellen zu dürfen, indem er dieselbe einfach als die physiologische Wirkung der negativen Schwankung des Muskelstromes auffasste, welche ja auch bei jeder Einzelzuckung vorhanden und nur der Trägheit des Magneten wegen nicht nachweisbar war. (Es sei hier bemerkt, dass dies mit Hülfe neuerer Bussolen mit leichtem, aperiodischem Magneten keinerlei Schwierigkeiten bietet und ebenso sicher gelingt, wie mit Hülfe des physiologischen Rheoskops.) Seiner Anschauung zu Folge hielt es Du Bois zunächst auch für eine nothwendige Bedingung des Eintretens der secundären Zuckung, dass der Nerv des secundären Präparates eine ganz bestimmte Lagerung auf dem primären Muskel erhält. Es tritt nach Du Bois' erster Angabe die secundäre Zuckung regelmässig nur dann ein, „wenn der Nerv die Kette zwischen den beiden ungleichartigen Flächenbegrenzungen des Muskels (Längsschnitt und Querschnitt) schliesst". Schon Matteucci hatte indessen das Eintreten der secundären Zuckung ziemlich unabhängig von der Art der Lagerung des Nerven auf dem primären Präparate gefunden und auch so abgebildet, dass derselbe in Schlingen gebogen dem zuckenden Muskel anliegt. Es ist in der That sehr leicht, den Nachweis zu liefern, dass die secundäre Zuckung keineswegs immer durch negative Schwankung eines präexistenten Stromes bedingt wird, und Du Bois hat dies später selbst nachgewiesen, als er die negative Schwankung „parelektronomischer" Muskeln untersuchte.

Ehe jedoch auf diesen wichtigen Punkt näher eingegangen werden kann, soll zunächst noch eine Frage Erledigung finden, die oben unentschieden gelassen werden musste.

Es wurde erwähnt, dass das Auftreten des secundären Tetanus als ein Beweis dafür angesehen werden könne, dass der Muskelstrom während der Zusammenziehung keine continuirliche Verminderung erfährt, sondern während dieser Zeit in fortwährendem Auf- und Abschwanken begriffen ist, dem jedoch der Magnet wegen seiner Trägheit nicht zu folgen vermag. Der stromprüfende Froschschenkel lässt uns jedoch andererseits wieder darüber im Unklaren, wie weit die Gipfel der einzelnen Schwankungscurven zur Nulllinie herabreichen (was in Fig. 113 durch Punktirung angedeutet wurde), ob sie dieselbe erreichen, der Strom also im Augenblick der Zusammenziehung Null wird, oder endlich gar überschreiten, was einer Stromesumkehr entsprechen würde.

Du Bois-Reymond selbst hatte es schon versucht, die erstere Frage zu lösen (Unters. II. p. 120), und construirte zu diesem Zwecke einen Apparat, „durch welchen man den Muskel vom Nerven aus in schnell auf einander folgenden Momenten reizen konnte. Nach jedem Reizmoment konnte der Muskelstrom auf eine kurze Zeit geschlossen werden, und diese Schliessung konnte zu beliebiger Zeit zwischen je zwei Reizen erfolgen. Wenn also während des Tetanisirens zwischen je zwei Reizen der Muskelstrom in einer gesetzmässigen Curve sinkt und wieder steigt, so wird man den tiefsten Punkt dieser Curve ermitteln, sobald die Schliessungszeit des Muskelstroms der Lage nach mit

diesem Punkte zusammenfällt.“ Das zu lösende Problem wird durch beistehende graphische Darstellung noch besser verdeutlicht (Fig. 114). Es sei wieder *O T* die Abscisse der Zeit, auf welche als Ordinaten die Höhe des Muskelstromes aufgetragen wird (*h*), so dass die Linie *m m* u. s. w. dem Verlauf des Stromes während der Ruhe entspricht. In

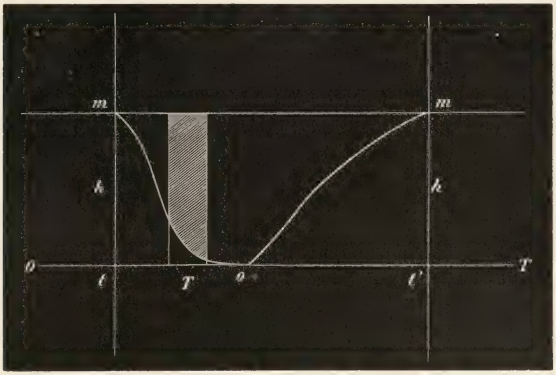


Fig. 114.

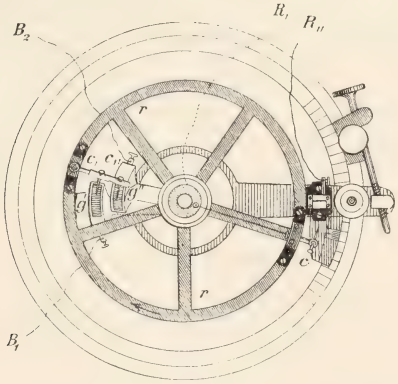


Fig. 115. Differential-Rheotom von Bernstein (von oben gesehen).

den gleichweit von einander entfernten Zeitmomenten $t\ t^1\ t^2\ t^3$ u. s. w. erfolge je eine Reizung des Muskels, deren Folgewirkung eine negative Schwankung des bestehenden „Ruhestromes“ sein wird, deren Verlauf sich, wie wir annehmen wollen, zwischen je zwei Reizungen durch die Curve *m o m* u. s. w. darstellen lässt. Die wahre Gestalt dieser letzteren lässt sich nun, wie man leicht sieht, bestimmen, wenn man den Bussol-

kreis in der Pause zwischen je zwei Reizungen immer nur für eine ganz kurze Zeit (T) schliesst, welche sich periodisch wiederholt und stets in gleicher Entfernung von t^1 t^2 t^3 u. s. w. befindet. Es wird also immer derselbe Flächenraum (in Fig. 114 der schraffirte Abschnitt der Curvenfläche) aus dem Areale einer Schwankungscurve ausgeschnitten und durch die Summation derselben eine Ablenkung von bestimmter Grösse erzielt. Dadurch, dass die Zeit des Bussolschlusses beliebig über den ganzen Zeitraum zwischen je zwei Reizen verschoben werden kann, lässt sich die Gestalt und Grösse der jedem Einzelreize entsprechenden Schwankungscurve leicht finden. Das Verdienst, einen Apparat construirt zu haben, welcher diesen Anforderungen durchaus entspricht, gebührt Bernstein (20), dessen „Differential-Rheotom" seither eine ausgedehnte Anwendung in der Experimentalphysiologie gefunden hat. Im Wesentlichen besteht das Instrument aus einem um die centrale Axe leicht drehbaren Rade (*r*) (Fig. 115), dessen möglichst gleichmässige Bewegung (5—10 Umdrehungen in der Sekunde genügen) durch ein Uhrwerk oder einen kleinen Motor bewirkt wird. An der Peripherie des Rades befinden sich drei isolirte Metallspitzen (oder nach Hermann Bürsten aus Kupferdraht), von denen eine (*c*) den Reizcontact, die beiden anderen *c*, *c*„ den Bussolschluss vermitteln. Die erstere schleift bei jeder Umdrehung über einen dünnen, ausgespannten Draht oder die Kuppe eines Quecksilbertropfens hin und schliesst hierbei den Kreis R, R„ der primären Spirale eines Inductions-Apparates. Die dabei in der secundären Spirale erzeugten, äusserst rasch aufeinander folgenden Ströme (Schliessungs- und Oeffnungsschlag) werden dem Präparat zugeführt und können zusammen als ein Momentreiz betrachtet werden. Der Reizcontactspitze diametral gegenüber befinden sich, vom metallischen Rade isolirt, aber unter sich in leitender Verbindung, die beiden dem Bussolschluss dienenden Spitzen (Bürsten), welche an einem bestimmten Punkte der Umdrehung über die Quecksilberkuppen zweier isolirter Stahlnäpfchen g^1 g^2, beziehungsweise über amalgamirte Kupferbänke hinstreifen, die in den Bussolkreis (B_1 B_2) eingeschaltet sind. Die Näpfchen (Bänke) sind gegen einander verstellbar, so dass die Dauer des gleichzeitigen Eintauchens, d. h. die Dauer des Bussolschlusses (T), innerhalb weiter Grenzen verändert werden kann. Anstatt nun, wie oben vorausgesetzt wurde, diesen Zeitraum über die Fläche der Schwankungscurve zu verschieben, lässt sich bei dem Bernstein'schen Instrument der Abstand der Zeiten (T) von den Reizmomenten (t t^1 etc.) durch Verstellung des den Reizcontact tragenden Schiebers bewerkstelligen. Das ganze Arrangement eines solchen Versuches soll die beistehende Zeichnung versinnlichen (Fig. 116). Wegen des verwickelten Faserverlaufs des M. gastrocnemius ist es zweckmässig, zum genaueren Studium der negativen Schwankung sich des Sartorius zu bedienen, dessen Demarcationsstrom zunächst compensirt wird. In Folge dessen bleibt der Bussolmagnet auch während der Rotation in Ruhe und erfährt nur dann eine Ablenkung, wenn während der Zeit (T) eine Aenderung des Muskelstromes erfolgt. Nehmen wir nun zunächst an, der Reizschieber stehe, wie in Fig. 116, so, dass die Schliessung des Kreises der primären Spirale in demselben Momente eintritt, in welchem die Oeffnung des Bussolkreises durch die beiden Spitzen geschieht, so vergeht die Zeit einer ganzen Umdrehung, bis wieder ein Schluss des Muskelkreises zu Stande kommt, und wenn während dieser Zeit der Process der negativen Schliessung

abgelaufen ist, so wird man keine Ablenkung erhalten. Wenn man den Versuch in dieser Weise wirklich macht, so zeigt sich nichtsdestoweniger eine während der ganzen Dauer der Reizung langsam zunehmende Ablenkung im negativen, d. i. im Sinne des Compensationsstromes, welche offenbar auf die schon erwähnte, den Muskelstrom schwächende Nachwirkung der Reizung zu beziehen ist. Rückt man nun den Reizschieber weiter vor, so dass die Reizung geschieht, während noch die Bussolspitzen ins Quecksilber tauchen, so tritt bei einer gewissen Stellung plötzlich eine rasche Zunahme der Ablenkung ein, welche beim Weiterrücken des Schiebers stets im negativen Sinne rasch zunimmt, ein Maximum erreicht, um bei noch weiterem Vorschieben wieder abzunehmen und endlich auf constanter niedrigerer Höhe zu verharren, als Anfangs,

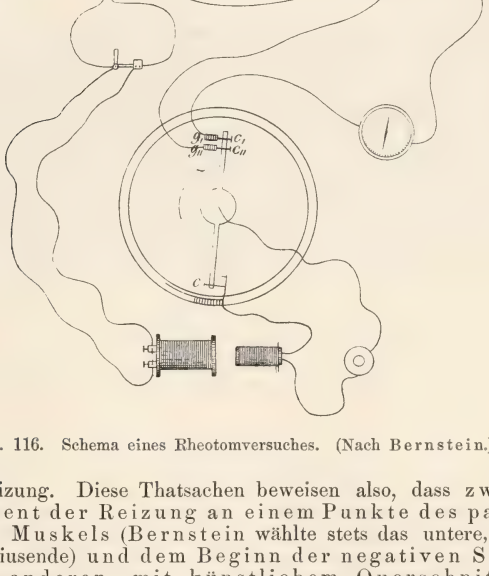


Fig. 116. Schema eines Rheotomversuches. (Nach Bernstein.)

vor der Reizung. Diese Thatsachen beweisen also, dass zwischen dem Moment der Reizung an einem Punkte des parallelfaserigen Muskels (Bernstein wählte stets das untere, nervenfreie Sartoriusende) und dem Beginn der negativen Schwankung am anderen, mit künstlichem Querschnitt versehenen Muskelende eine messbare Zeit vergeht, sowie dass die Erscheinung der negativen Schwankung in dem abgeleiteten Muskelstück selbst eine gewisse Dauer besitzt. Denn bei dem Vorrücken des Reizschiebers wachsen die Ablenkungen bis zu einem Maximum, auf welchem sie einige Zeit verharren. Rückt man dann den Schieber noch weiter vor, so erhält man von keiner Stelle aus irgend einen Ausschlag des Magneten. Ja, man kann den Schieber über den ganzen Theilkreis des Apparates herumdrehen, es tritt nicht eher wieder eine Ablenkung am Galvano-

meter ein, bis der Schieber wieder über seine erste Stellung hinausgerückt ist und diejenige erreicht hat, bei welcher vorher die erste Ablenkung im negativen Sinne erfolgte. Der Versuch bestätigt daher durchaus die aus der Beobachtung des secundären Tetanus gezogene Schlussfolgerung, dass der negativen Schwankung des Muskelstromes bei tetanisirender Reizung nicht eine stetige Verminderung der Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und Querschnitt entspricht, sondern ein discontinuirliches Auf- und Abschwanken im Rhythmus der Reizung. Es zeigt sich ferner, dass jede negative Einzelschwankung rascher entsteht, als verschwindet; graphisch ausgedrückt würde also ihre Curve steil zum Maximum ansteigen und langsamer wieder absinken (vergl. Fig. 114). Ist die Umdrehungsgeschwindigkeit des Rheotomrades und die in Graden ausgedrückte Entfernung zwischen der anfänglichen Schieberstellung (wo gleichzeitig gereizt und abgeleitet wird) und derjenigen bekannt, bei welcher eben die erste Ablenkung erfolgt, so lässt sich selbstverständlich mit Berücksichtigung der Länge der Muskelstrecke zwischen dem Reizorte und dem abgeleiteten Punkte des Längsschnittes die Zeit berechnen, welche der Vorgang der negativen Schwankung braucht, um sich von der Reizstelle zum abgeleiteten Längsschnittpunkte des Muskels fortzupflanzen. In ähnlicher Weise lässt sich auch die Dauer der negativen Schwankung aus der Distanz der Anfangs- und Endstellung des Reizschiebers und der Umdrehungsgeschwindigkeit des Rades berechnen. Man sollte meinen, dass die Dauer der negativen Schwankung mit der Länge der abgeleiteten Strecke wachsen müsste, da die Durchwanderung der letzteren offenbar doch auch eine gewisse Zeit beansprucht, welche um so kürzer ausfallen muss, je kürzer man die abgeleitete Strecke wählt. Der Versuch bestätigt aber diese Voraussetzung nicht. Die Dauer der negativen Schwankung ist annähernd gleich gross, wie lang auch die abgeleitete Strecke sein mag. Dies bedeutet aber, dass der den Rückschwung des Magneten bewirkende Process vom Galvanometer nur angezeigt wird, während er den die Längsoberfläche berührenden Fusspunkt des ableitenden Bogens passirt, darüber hinaus aber nicht mehr. Als Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung fand Bernstein im Mittel 2,927 Meter in der Sekunde. Die Dauer beträgt $^1/_{250}$ bis $^1/_{300}$ Sek.

Mit Hülfe der geschilderten Repetitionsmethode lässt sich nun auch die Frage nach dem Betrag der negativen Einzelschwankung entscheiden und untersuchen, ob in dem Momente, wo die Schwankungscurve ihr Maximum erreicht hat, der abgeleitete Strom auf Null sinken oder gar sich umkehren kann. Zu diesem Behufe werden die beiden Quecksilber-Gefässe des Apparates so eingestellt, dass die Schliessungszeit des Bussolkreises (T) möglichst kurz ist. Der Reizschieber muss ferner bei dem Versuche in eine solche Lage gebracht werden, dass nach jedesmaligem Reize der Bussolschluss auf das Maximum der darauf folgenden negativen Schwankung fällt. Hat man dies in bekannter Weise ermittelt, so hebt man die Compensation auf und misst den ersten Ausschlag am Galvanometer, welcher durch den Strom des nicht gereizten Muskels während der Drehung des Rheotomrades bewirkt wird. Bestimmt man jetzt bei derselben Umdrehungsgeschwindigkeit die Grösse des Ausschlages während des Tetanisirens, so hängt dieselbe offenbar ab von dem Unterschied der

Stärke des „ruhenden" Muskelstromes und der der negativen Schwankung in dem beobachteten Zeitraume. Die Richtung des Ausschlages zeigt daher unmittelbar an, welcher Strom der stärkere ist. Fände in diesem Momente der negativen Schwankung, also zur Zeit, wo sie ihren grössten Werth erreicht hat, eine Umkehr des Stromes statt, so müsste die Scala nach der negativen Richtung wandern. Bernstein fand aber niemals eine Ablenkung im negativen Sinne, meist trat eine solche im positiven Sinne auf, die aber, wie zu erwarten war, bedeutend schwächer ausfiel, als die entsprechende Ablenkung, welche durch den Strom des ruhenden Muskels erzeugt wurde. Es sinkt also die Schwankungscurve in der Regel nicht einmal auf Null herab.

Zur Verdeutlichung der vorstehenden Erörterungen dürfte die graphische Darstellung der erhaltenen Resultate wesentlich beitragen, die übrigens zum Theil schon oben vorweggenommen wurde, als es sich um die Erklärung des Rheotomprincips handelte. Sei *t t*, (Fig. 117) die Abscisse der Zeit, *t t*, zugleich zwei auf einander folgende Reiz-

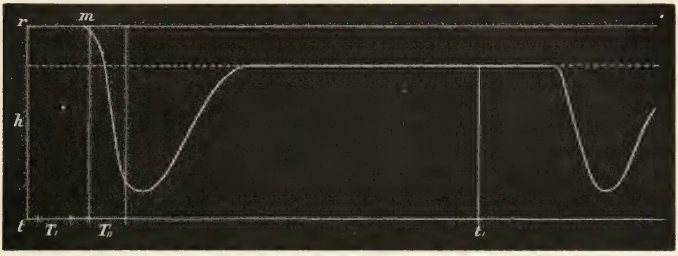


Fig. 117. Schema der Rheotomversuche. (Nach Bernstein.)

momente, *h* die Höhe des ruhenden Muskelstromes, T die Zeit des Bussolschlusses, welche zwischen *t t*, verschiebbar angenommen wird. Befindet sich diese Zeit in T, so zeigt sich noch keine merkliche Ablenkung, welche erst beginnt, wenn der Bussolschluss bei T„ erfolgt; von da ab nehmen bei weiterem Vorrücken der Schliessungszeit die negativen Ablenkungen rasch an Grösse zu und schliesslich (langsamer) wieder ab, so dass eine Curve entsteht, welche steil abfällt, um langsam wieder anzusteigen, ohne jedoch (in Folge der Nachwirkung) die anfängliche Höhe wieder zu erreichen. Der tiefste Punkt dieser Curve erreicht in der Regel nicht die Abscissenlinie (der Muskelstrom wird nicht Null). Die Länge (*rm*) entspricht nun offenbar der Zeit vom Momente der Reizung bis zu dem Augenblick, wo der Process der negativen Schwankung unter der ersten ableitenden Elektrode angekommen ist, während die durch die Linie *mo* dargestellte Zeit der Dauer der negativen Schwankung entspricht. Die Figur muss man sich, um den wirklichen Vorgang graphisch darzustellen, sehr oft hinter einander wiederholt denken. Während die Reize sich in immer gleichen Zwischenräumen bei *t*, t^1, t^2 u. s. w. folgen, liegen die Schliessungszeiten (T,) immer gleich weit von dem entsprechenden Reizmomente ab; die Wirkung aufs Galvanometer wird dann gleich Null sein. Fällt aber der Bussolschluss mit dem Anfang der negativen

Schwankung zusammen, so wiederholt sich der gleiche Anstoss bei jeder Umdrehung, und es resultirt daraus eine gemeinsame Wirkung auf den Magneten. Diese ist offenbar „gleich der eines constanten Stromes, dessen Höhe gleich ist dem Flächeninhalt aller über T befindlichen Curvenstücke, dividirt durch die Zeit der Beobachtung". Auf diese Weise ist es möglich, durch auf einander folgende Beobachtungen die ganze Schwankungscurve zu construiren, und es ist dies wenigstens für den quergestreiften Stammesmuskel bisher das einzige Mittel gewesen, Form und Verlauf derselben festzustellen. Ohne Anwendung des Summationsverfahrens (der Repetitionsmethode) ist dies bisher nicht gelungen, da alle, auch die scheinbar am besten geeigneten Instrumente, wie insbesondere das Capillarelektrometer, nicht ausreichend erscheinen, um die einem Einzelreize entsprechende negative Schwankung genau zur Darstellung zu bringen. Es ist zwar, wie schon erwähnt wurde, ein Leichtes, durch die jede einmalige Zuckung begleitende negative Schwankung an einer aperiodischen Bussole mit möglichst leichtem Magneten eine deutliche Ablenkung zu erzielen, allein der zeitliche Verlauf der Bewegung des letzteren entspricht hier noch viel weniger dem zeitlichen Verlauf der Stromschwankung, als der Ausschlag des für den vorliegenden Zweck übrigens viel zu wenig empfindlichen Capillarelektrometers. Demungeachtet musste es in hohem Grade erwünscht erscheinen, die Construction der Schwankungscurve durch eine directe graphische Darstellung ersetzen zu können. Da es nun nicht möglich scheint, die Trägheit des Magneten zu überwinden und seine Beweglichkeit so weit zu steigern, dass er rascheren Stromesschwankungen treu zu folgen vermöchte, so schlug neuerdings Hermann den umgekehrten Weg ein, indem er bestrebt war, den zu untersuchenden galvanischen Vorgang hinreichend zu verlangsamen (21). In einfacher und sehr sinnreicher Weise erreichte er dies Ziel dadurch, dass während der Drehung des Bernstein'schen Rheotoms die beiden den Bussolcontact vermittelnden Kupferbänke, welche auf einer Ebonitscheibe angebracht waren, in derselben Richtung aber viel langsamer als das Rad selbst mitgedreht wurden. Wie man leicht sieht, wird dadurch der Abstand zwischen Reiz und Bussolschluss continuirlich verändert, so dass sich der ganze Vorgang der negativen Schwankung beliebig verlangsamt am Galvanometer abspielt. Der Magnet wird daher dem zeitlichen Verlauf der elektrischen Veränderung mit vollkommener Treue zu folgen im Stande sein, und man hat nur nöthig, die Bewegung desselben mittels eines vom Spiegel reflectirten Lichtstrahles auf eine bewegte lichtempfindliche Platte zu übertragen, um ein treues photographisches Abbild der Schwankungscurve zu erhalten. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass die Resultate, welche durch dieses Verfahren („Rheotachygraphie") gewonnen werden, durchaus mit den aus den gewöhnlichen Rheotomversuchen abgeleiteten Schlussfolgerungen übereinstimmen.

Wie sich aus den vorstehenden Erörterungen unmittelbar ergiebt, entspricht die „Schwankungscurve" der Entwicklung und dem zeitlichen Verlauf der negativen Schwankung an einer bestimmten Stelle des Muskels, nämlich dem abgeleiteten Längsschnittpunkt. Da jedoch die ihr zu Grunde liegenden Veränderungen, deren directe Beziehung zum Erregungsvorgang nicht zweifelhaft sein kann, mit einer der Fortpflanzgeschwindigkeit dieser letzteren entsprechenden Schnelligkeit von Querschnitt zu Querschnitt

fortschreiten, so erscheint die Frage gerechtfertigt, wie lang wohl die Muskelstrecke sein wird, deren einzelne Punkte nach der Reizung gleichzeitig in verschiedenen Phasen der negativen Schwankung sich befinden. Wir gelangen so zu dem zuerst von Bernstein entwickelten Begriff der „Reizwelle" des Muskels. „Eine Muskelfaser $M\ M$ (Fig. 118) sei von ihrem künstlichen Querschnitt (q) und von der Oberfläche des Elementes $d\ M_1$ abgeleitet, welches man sich als von zwei sehr nahe liegenden Querschnitten begrenzt denken möge. Wenn die Faser in p momentan gereizt wird, so wird nach einer bestimmten Zeit die negative Schwankung das Element $d\ M_1$ erreicht haben, und zwar in dem Momente, in dem man im abgeleiteten Kreise die ersten Zeichen der negativen Schwankung wahrnimmt. Zu derselben Zeit aber wird das Maximum der negativen Schwankung in einem dem gereizten Punkte näher gelegenen Elemente ($d\ M_2$) sich befinden, und in einem dritten Elemente ($d\ M_3$) wird die negative Schwankung ihr Ende erreicht haben. Tragen wir nun über

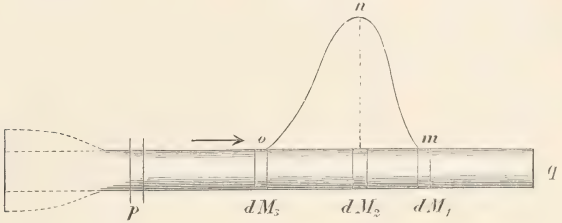


Fig. 118. Schema der „Reizwelle". (Nach Bernstein.)

diese und die dazwischen gelegenen Elemente der Muskelfaser die Grösse der negativen Schwankung als Ordinaten auf, so erhalten wir die Curve $m\ n\ o$, welche darstellt, in welchem Zustand der elektromotorischen Veränderung sich das darunter liegende Element der Muskelfaser befindet." Bernstein bezeichnet die Curve $m\ n\ o$ als „Reizwelle". Sie schreitet natürlich wie ein Wellenberg von der gereizten Stelle aus in der Muskelfaser und zwar nach beiden Seiten hin fort, indem sich successive in jedem Element der Faser der Process der negativen Schwankung von seinem Beginn bis zum Ende vollzieht, so dass die Welle während der Dauer der negativen Schwankung um ihre eigene Länge fortschreitet. Bernstein berechnet für diese letztere aus seinen Versuch einen mitteren Werth von 10 mm.

Fassen wir schliesslich das Resultat der vorstehend mitgetheilten Versuche und Erörterungen betreffs der negativen Schwankung eines mit künstlichem Querschnitt versehenen parallelfaserigen Muskels nochmals in Kürze zusammen, so ergiebt sich Folgendes: Wird das eine Muskelende durch einzelne Inductionsschläge gereizt, während das andere abgeleitet wird, so beginnt einige Zeit nach jedem Einzelreize, deren Dauer dem Abstande des abgeleiteten Längsschnittpunktes vom Reizorte entspricht, in dem dem ersteren zugehörigen Muskelsegmente eine Veränderung sich zu entwickeln, welche, allmählich anwachsend, in einem gewissen Zeitmoment ein Maximum erreicht, um endlich wieder Null zu werden. Es äussert sich dieselbe dadurch, dass sie die

elektrische Spannungsdifferenz der beiden abgeleiteten Punkte des Muskels zu vermindern bestrebt ist. Da wir nun wissen, dass der künstliche Querschnitt des Muskels sich negativ-elektrisch verhält gegen jeden Punkt der unversehrten Oberfläche, so lassen sich alle bisher erwähnten Erscheinungen leicht erklären, wenn man sich vorstellt, dass jene von der Reizstelle aus sich durch die Muskelfaser fortpflanzende Veränderung der erregbaren Substanz mit einem Negativwerden derselben verbunden ist. Wir werden in der Folge noch directe Beweise für die Richtigkeit dieser Vorstellung zu erwähnen haben. Vorläufig mag dieselbe hier noch als Hypothese gelten, welche geeignet erscheint, das bisher Mitgetheilte anschaulicher zu machen. Wir werden uns also vorzustellen haben, dass im selben Augenblick, wo ein kurzdauernder Reiz (Momentreiz) auf irgend eine Faserstelle einwirkt, daselbst eine chemische Veränderung sich zu entwickeln beginnt, welche sich durch Negativwerden der betreffenden Faserstellen gegen benachbarte, nicht gereizte Stellen kundgiebt. Es muss Nachdruck darauf gelegt werden, dass allen Erfahrungen zu Folge diese Veränderung (welche wir als identisch mit dem Erregungsvorgang ansehen müssen) unmittelbar im Momente der Reizung, also ohne merkliches Latenzstadium, beginnt, dann ziemlich rasch zu einem Maximum ansteigt, um endlich langsamer wieder abzuklingen. Die zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Stadien dieser Veränderung an ein und derselben direct oder indirect gereizten Faserstelle lässt sich durch eine Curve darstellen, welche oben als „Schwankungscurve" bezeichnet wurde. Da aber der in Rede stehende Vorgang nicht local beschränkt bleibt, sondern sich in der Regel mit messbarer Geschwindigkeit vom Reizorte aus über die ganze Faser fortpflanzt, so befindet sich stets ein kürzerer oder längerer Abschnitt des Muskels gleichzeitig, und zwar an seinen verschiedenen Punkten, in verschiedenen Phasen der Negativität. Trägt man die Werthe dieser als Ordinaten auf den Muskel als Abscissenaxe auf, so erhält man eine Curve von ähnlicher Form wie die Schwankungscurve, welche man als „Reizwelle" bezeichnet. Da die Geschwindigkeit bekannt ist, mit der sich der Vorgang des Negativwerdens (der Erregung) im Muskel fortpflanzt, und da andererseits auch die Zeit bekannt ist, in welcher sich die Reizwelle um ihre eigene Länge fortpflanzt, denn diese ist identisch mit der Dauer der negativen Schwankung an einer bestimmten Faserstelle, so lässt sich die Länge der Reizwelle leicht berechnen nach der Formel $s = ct = D$ (Dauer der negativen Schwankung) $\times$ G (Fortpflanzungsgeschwindigkeit). Da die beiden Werthe, aus denen sich die Länge der Reizwelle berechnet, an verschiedenen Muskeln und auch an einem und demselben zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden sind, so ist natürlich auch die Wellenlänge der Reizwelle eine sehr wechselnde. Schon Bernstein fand dies, und Kühne, auf dessen diesbezügliche Versuche später noch näher einzugehen sein wird, fand, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und damit auch die Länge der Reizwelle in hohem Grade variirt. Im ungünstigsten Falle betrug die erstere 25 cm in der Sekunde, in anderen Fällen dagegen mehr als 2 m. Es erinnert dies sofort an jene auffallende Thatsache, dass ein und derselbe Muskel schnelle und langsame Contractionswellen fortzupflanzen vermag, und in der That handelt es sich in beiden Fällen im Grunde um dieselbe Erscheinung, da nichts im

Wege steht, Reizwelle und „Erregungswelle" zu identificiren. Es würde sich daher nur darum handeln, die Beziehungen zwischen dieser letzteren und der „Contractionswelle" festzustellen. Der Umstand, dass die Contraction des Muskels ein Latenzstadium besitzt, während die „Reizwelle" ein solches nach Bernstein nicht erkennen lässt, beweist ohne Weiteres, „dass in einer gereizten Muskelfaser die Reizwelle der Contractionswelle wenigstens theilweise voranläuft". In der That machte Helmholtz schon im Jahre 1854 die Angabe, dass die negative Schwankung, wenigstens der steilste, die secundäre Zuckung erregende Theil derselben, der Zusammenziehung vorangeht. Er verlegte sie in die Mitte, v. Bezold später in den Anfang des Latenzstadiums. Helmholtz (22) verfuhr folgendermaassen. Der Nerv *A* eines Muskels (Fig. 119), der mit dem Zeichenstift eines Myographions in Verbindung stand, war über Längsschnitt und Querschnitt des Muskels *B* gebrückt, dessen Nerv durch einen Oeffnungsinductionsschlag gereizt wurde, so dass die negative Schwankung des Muskelstromes von *B* eine secundäre Zuckung des Muskels *A* hervorrief. Die messbare Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung des primären Präparates und dem Beginn der secundären Zuckung von *A* verging, war die Summe folgender vier Zeitwerthe: 1) der Zeit zwischen der Ankunft der Nervenerregung in *A* und dem Beginn der Verkürzung, d. h. das Stadium der latenten Reizung von *A*; 2) der Zeit, welche die Fortpflanzung der Erregung im Nerven des Muskels *A* vom Reizorte bis zum Muskel beansprucht; 3) die Zeit, die zwischen der Ankunft der Erregung in *B* und dem Momente vergeht, wo die negative Schwankung den Nerven *A* erregt, und endlich 4) die Zeit der Leitung im Nerven von *B*. Durch Abzug der aus anderweiten Versuchen bekannten Zeiträume 1, 2 und 4 von der Summe fand sich die Grösse der gesuchten Zeit 3, und zwar ergab sich dieselbe zu etwa $^1/_{200}$ Sekunde, d. h. es vergeht zwischen dem Momente der Reizung eines Muskels und dem Momente der stärksten elektrischen Aenderung desselben etwa $^1/_{200}$ Sekunde; legt man nun den ursprünglich angenommenen Werth der Latenzzeit von $^1/_{100}$ Sekunde zu Grunde, so würde das Maximum des negativen Schwankungsstromes in der Mitte der Periode der latenten Reizung fallen. Nach v. Bezold (23) beginnt die elektrische Schwankung übrigens unter den günstigsten Verhältnissen unmittelbar nach dem Augenblick der Reizung und fällt daher in den Beginn des Latenzstadiums. Die Bestimmungen der Grösse des letzteren haben seit Helmholtz zu immer kleineren Werthen geführt, und noch jüngst fand Burdon-Sanderson wieder eine wesentlich kleinere Grösse als Tigerstedt, welcher 0,005 Sekunde für die Froschmuskeln angenommen hatte. Nach Burdon-Sanderson (24) beträgt hier das Intervall zwischen der Reizung und dem ersten Anzeichen einer Formänderung nur 0,0025 = $^1/_{400}$ Sek., und da er auch der negativen Schwankung ein gleich grosses Latenzstadium zuschreibt, so würde kein merklicher Zwischenraum zwischen beiden Erscheinungen existiren, während nach Bernstein (l. c. p. 92)

Fig. 119. Versuch von Helmholtz über die Zeit der negativen Schwankung.

umgekehrt „jedes Element der Muskelfaser erst den Process der negativen Schwankung vollendet, bevor es in den Zustand der Contraction eintritt". Da man jedoch einerseits die Thatsache des früheren Beginns der elektrischen Veränderung bei langsamer sich contrahirenden Muskeln, wie z. B. dem Herzen, direct mit dem Auge beobachten kann, worauf unten noch zurückzukommen sein wird, und da es andererseits schon aus rein theoretischen Gründen als im höchsten Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden muss, dass die Erregung selbst, d. h. die mit Negativwerden verknüpften Veränderungen der contractilen Substanz, ein Latenzstadium besitzen, so wird zunächst daran festzuhalten sein, dass der Anfang der Reizwelle der Contractionswelle, wenn auch um einen noch so kleinen Zeitwert, voranläuft (vergl. Engelmann, 25). Damit ist natürlich durchaus nicht gesagt, dass die erstere im Sinne Bernsteins auch früher erlischt, bezw. an einer Stelle schon erloschen ist, bevor die Contraction daselbst beginnt, denn während es ganz wohl denkbar erscheint, dass eine Muskelstelle erregt ist und sich daher negativ zu benachbarten ruhenden Stellen verhält, ohne dabei in merklichem Grade contrahirt zu sein, so ist doch wohl das Umgekehrte völlig ausgeschlossen, und jede contrahirte Strecke wird nothwendig auch als im Zustand der Erregung befindlich betrachtet werden müssen. In diesem Sinne wird man daher wohl auch sagen dürfen, dass die elektrische Welle ein Ausdruck der Contraction selbst ist (vergl. Lee, 26). Nimmt man mit Bernstein für das Stadium der latenten Reizung die Zeit von 0,015—0,023 Sek. an (was bekanntlich nicht zutreffend ist) und legt man die von ihm gefundenen Werthe für die Länge, Dauer und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle zu Grunde, so würde bei Reizung eines Muskels an einem bestimmten Punkte die Reizwelle nach dem Stadium der latenten Reizung bereits eine Strecke von 45—92 mm in den Fasern zurückgelegt haben, ehe überhaupt die Contraction am Reizorte beginnt. Dabei würde noch ausserdem der enorme Unterschied in Betracht kommen, der nach Bernstein zwischen beiden Wellen hinsichtlich ihrer Länge besteht. Während die der Reizwelle etwa 10 mm beträgt, würde die der Contractionswelle zwischen 198 und 380 mm schwanken. Diese letztere Angabe muss aber füglich Bedenken erregen, wenn man die Berechtigung anerkennt, jede contrahirte Faserstelle als „erregt" zu bezeichnen, und andererseits die Negativität als galvanischen Ausdruck der Erregung gelten lässt. Die ersterwähnte Behauptung wird nun schon dadurch ganz wesentlich eingeschränkt, dass das Latenzstadium nach allen neueren Erfahrungen sehr viel kürzer ist, als ursprünglich angenommen wurde. Zudem hat F. S. Lee (l. c.) neuerdings mittelst des Capillarelektrometers auch erheblich grössere Werthe für die Dauer der Reizwelle gefunden, als alle früheren Beobachter, so dass es keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass wenigstens für den frischen Muskel „elektrische Spannungsdifferenzen, welche mit der Contraction zusammenhängen, sich durch eine viel längere Zeit nachweisen lassen, als bisher angenommen wurde". Damit fällt aber auch die Vorstellung, dass die elektrische Welle in das Latenzstadium der Contraction fällt und dieser (als Ganzes) vorausläuft (F. S. Lee). Die von Lee gefundenen Zeitwerthe für die Dauer der Reizwelle sind in der That von gleicher Ordnung mit der Zuckungsdauer (0,05—0,26 Sek.).

So schien es denn, als sei die von Du Bois-Reymond gegebene Deutung der secundären Zuckung wirklich die einzig zutreffende und mögliche, indem bewiesen war, dass bei jeder Einzelreizung der Demarcationsstrom eines Muskels eine sehr rasche negative Schwankung erleidet, die nun ihrerseits einen über Längsschnitt und Querschnitt gebrückten Nerven erregen konnte, falls die Empfindlichkeit des Präparates genügend gross war. Diese Erklärung musste jedoch eine wesentliche Aenderung erfahren, als sich die Richtigkeit der ursprünglichen Behauptung Matteucci's herausstellte, dass das Eintreten der secundären Zuckung von der Lagerung des Nerven am primären Muskel unabhängig ist, indem auch „parelektronomische" Gastrocnemien bei Reizung vom Nerven aus ein secundäres Präparat, dessen Nerv den Längsschnitt des primären Muskels mit dessen natürlichem Querschnitt verband oder überhaupt nur den ersteren berührte, zu erregen vermögen. Es kann hier offenbar so ohne Weiteres von einer negativen Schwankung nicht gesprochen werden, da ja der Strom, welcher schwanken sollte, wenigstens als nach aussen ableitbarer Zweig fehlt. Es kam daher vor Allem darauf an, die galvanischen Wirkungen bei der Erregung stromloser unversehrter Muskeln zu untersuchen. Ehe jedoch auf die complicirten Verhältnisse bei indirecter Reizung des Gastrocnemius näher eingegangen werden kann, wird es sich wieder empfehlen, an den einfachsten Fall der directen Erregung des stromlosen Sartorius anzuknüpfen.

Wird das eine Ende desselben tetanisirend gereizt, während am andern Ende vom natürlichen Querschnitt und einem etwa der Mitte des Muskels entsprechenden Punkte der Längsoberfläche abgeleitet wird, so tritt, wie zuerst Du Bois-Reymond fand, während der Reizung ein Strom im Sinne einer negativen Schwankung hervor, auch wenn keine Spur eines gesetzmässigen Muskelstromes vorher vorhanden war, indem sich das Sehnenende positiv gegen jeden Punkt der Längsoberfläche verhält. Mit Hermann bezeichnen wir diesen Strom als „Actionsstrom", weil er unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen eines Ruhestromes für den thätigen Zustand des Muskels charakteristisch ist. Im Anschlusse an die Auffassung Hermann's wurde im Vorhergehenden die negative Schwankung des Demarcationsstromes dadurch erklärt, dass die contractile Substanz unter der den Längsschnitt berührenden Elektrode in dem Augenblicke mehr oder weniger negativ wird, wo eine Erregungs- oder Reizwelle unter derselben abläuft, wodurch dann natürlich die ursprünglich vorhandene Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt entsprechend vermindert wird. Wie man leicht sieht, lässt sich dasselbe Erklärungsprincip nicht so ohne Weiteres auch auf den jetzt vorliegenden Fall des unversehrten und daher stromlosen Muskels anwenden. Denn darf man annehmen, dass die normalen Faserenden, wie jede andere Stelle des Muskels, an der Erregung Theil nehmen (und es spricht keine Thatsache für ein gegentheiliges Verhalten), so müssten sie, wenn die Reizwelle bis dahin fortgeschritten ist, ebenso negativ werden, wie jedes vorhergehende Segment. Dann dürfte aber unter den gegebenen Bedingungen ein im Muskel vom Längsschnitt zur Sehne gerichteter absteigender Strom während des Tetanisirens nicht auftreten, vielmehr müsste die Stromlosigkeit, welche vor der Reizung bestand, auch während derselben fortbestehen. Wir werden später sehen, in welch

einfacher Weise die Hermann'sche Theorie diesen scheinbaren Widerspruch löst, während Du Bois-Reymond, auf dessen Deutung der negativen Schwankung des Muskelstromes unten noch näher einzugehen sein wird, sich gezwungen sieht, die vorhin angedeutete, im höchsten Grade unwahrscheinliche Annahme zu machen, dass die natürlichen, unversehrten Faserenden, beziehungsweise die „parelektronomische Schicht" derselben, an dem Erregungsvorgang gar nicht oder doch nur in geringerem Maasse Theil nehmen.

Hiergegen ist vor Allem zu bemerken, dass ein tetanischer Actionsstrom von gleicher Richtung immer auch dann beobachtet wird, wenn die Faserenden gar nicht in die abgeleitete Strecke hineinfallen, sondern zwei beliebige Stellen der Längsoberfläche des Muskels von den Fusspunkten des ableitenden Bogens

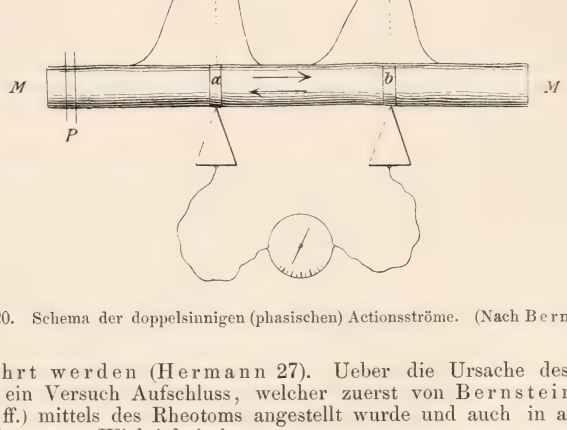


Fig. 120. Schema der doppelsinnigen (phasischen) Actionsströme. (Nach Bernstein.)

berührt werden (Hermann 27). Ueber die Ursache desselben giebt ein Versuch Aufschluss, welcher zuerst von Bernstein (l. c. p. 60 ff.) mittels des Rheotoms angestellt wurde und auch in anderer Beziehung von Wichtigkeit ist.

Sei wieder $M\,M_1$ ein regelmässiger parallelfaseriger Muskel, dessen einem Ende mittels des Rheotoms einzelne in gleichen Zeiten auf einander folgende Reize zugeführt werden (Fig. 120), während zwischen je zwei Reizen der Bussolkreis jedes Mal für eine ganz kurze Zeit geschlosen wird, was bekanntlich in beliebigen Momenten der Reizpause geschehen kann, so wird, wenn Reizung und Bussolschluss gleichzeitig eintreten, kein Ausschlag erfolgen können, da die Reizwelle, welche von p ausgeht, eine gewisse Zeit braucht, um die zunächst liegende abgeleitete Stelle (a) zu erreichen. Wird aber der Bussolkreis gerade immer in dem Momente geschlossen, wo der Anfangstheil der Reizwelle den genannten Punkt erreicht hat, also so lange nach jedem Einzelreize, als die Welle braucht, um den Weg $p\,a$ zurückzulegen, so wird eine merkliche Ablenkung des Magneten in dem Sinne zu erwarten sein, dass sich (a) zu der zweiten abgeleiteten Stelle (b) negativ verhält, wenn es richtig ist, dass jeder Punkt inner-

halb der Reizwelle negativ ist gegen jede Stelle ausserhalb derselben. Wird dann die Schliessungszeit des Galvanometerkreises noch weiter in derselben Richtung verschoben, so dass andere Flächenstücke der Schwankungscurve ausgeschnitten werden, so müssen die Ausschläge in demselben Sinne zunächst wachsen, ein Maximum erreichen, wenn der Gipfel der Reizwelle abgefangen wird, und endlich wieder abnehmend Null werden, wenn die ganze Reizwelle unter dem Punkte *a* abgelaufen ist. Legen wir den von Bernstein angegebenen Werth von 10 mm für die Länge derselben zu Grunde, und sind daher die beiden ableitenden Elektroden um mehr als 10 mm von einander entfernt, so würde zu einer Zeit, wo eben das Ende der Reizwelle den Punkt *a* passirt, der Anfangstheil derselben *b* noch nicht erreicht haben, und auch wenig später wird das nicht der Fall sein, wenn die Distanz der Elektroden genügend gross ist. Bei einer gewissen, diesem Zeitwerth entsprechenden Schieberstellung am Rheotom wird daher keinerlei Spannungsdifferenz zwischen *a* und *b* angezeigt werden. Erst wenn die Schliessung des Bussolkreises so spät nach jedem Einzelreiz erfolgt, dass die ausgelöste Reizwelle mit ihrem Anfangstheil gerade den Punkt *b* erreicht hat, wird wieder eine merkliche Ablenkung erfolgen, jedoch in einer der früheren gerade entgegengesetzten Richtung, indem sich jetzt *b* negativ zu *a* verhält. Die Spannungsdifferenz wird nun wieder bei weiterem Vorrücken des Bussolschlusses im gleichen Sinne zunehmend ein Maximum erreichen und schliesslich, wenn das Ende der Reizwelle unter *b* abgelaufen ist, Null werden. Wir haben es also bei Ableitung von zwei symmetrischen Längsschnittpunkten eines durch Inductionsschläge rhythmisch gereizten (tetanisirten) Muskels nach jedem Einzelreiz mit einer doppelsinnigen Schwankung oder richtiger mit einem doppelsinnigen Actionsstrom zu thun. Bernstein, welcher diese Thatsache entdeckte, bezeichnete den Strom, welcher beobachtet wird, während die Reizwelle unter dem Punkte *a* abläuft, und im Muskel die Richtung des unteren Pfeiles hat, als negative Schwankung, den darauf folgenden, in der Richtung des oberen Pfeiles fliessenden dagegen als positive Schwankung. Wie leicht ersichtlich ist, müsste eigentlich die absolute Grösse der durch den ersten Actionsstrom bewirkten Ablenkung genau derjenigen gleich sein, welche durch den zweiten Actionsstrom bedingt wird; dies ist aber nach Bernstein's Untersuchungen niemals der Fall, sondern die positiven Ausschläge werden stets kleiner gefunden, als die negativen. Es geht aus dieser Thatsache hervor, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung in der Muskelfaser an Höhe abnimmt oder mit andern Worten (wenigstens im ausgeschnittenen Muskel) ein Decrement besitzt. Mit Hermann (27) bezeichnet man die eben besprochenen doppelsinnigen Actionsströme, welche am unversehrten, an sich stromlosen Muskel nach jedem Einzelreize beobachtet werden, als „phasische Actionsströme". Die erste Phase ist von der Reizstelle weg, die zweite zu ihr hin gerichtet. Liegt die eine Ableitungsstelle an einem künstlichen Querschnitt, so fällt natürlich die ihr entsprechende Phase aus. Da der Bussolmagnet viel zu träge ist, um diese bei tetanisirender Reizung sich äusserst rasch folgenden, entgegengesetzt gerichteten Ströme durch entsprechende Ablenkungen anzuzeigen, so würde von vornherein zu erwarten sein, dass bei stromloser Ableitung

von 2 Längschnittpunkten auch während des Tetanus keine Wirkung erfolgt. Doch ist dies thatsächlich nicht der Fall, was sich leicht aus dem Umstande erklärt, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung im Muskel an Grösse abnimmt; daraus ergiebt sich unmittelbar, dass bei Ableitung von zwei Längsschnittpunkten eines unversehrten, stromlosen, parallelfaserigen Muskels eine elektrische Spannungsdifferenz zwischen diesen beiden Punkten auftreten muss, wenn das eine Ende mittels eines gewöhnlichen Schlittenapparates tetanisirt wird, und zwar muss immer der der Reizstelle nähere Längsschnittpunkt sich negativ zu dem davon entfernteren verhalten, da dieser wegen des Decrementes der Reizwellen schwächer negativ als jener (d. h. relativpositiv) sein muss. Ein derartiger tetanischer Actionsstrom ist nun, wie schon erwähnt, thatsächlich vorhanden, wie Du Bois-Reymond und Hermann übereinstimmend feststellten. Der Letztere fand die Kraft dieses Stromes, welchen er aus den eben erwähnten Gründen als „tetanischen decrementiellen Actionsstrom" bezeichnete, ziemlich bedeutend (0,002—0,02 Dan.). Du Bois-Reymond war ursprünglich der Meinung, dass decrementielle Actionsströme nur an ermüdeten, absterbenden Muskeln beobachtet werden, und dass demnach die Reizwelle nur in diesem Falle abnehme. Hermann hat jedoch gezeigt, dass das Decrement bereits unmittelbar nach der Präparation vorhanden ist. Da die Reizwelle um so kleiner wird, je weiter sie sich von dem Reizorte entfernt, so müssen die einzelnen Querschnitte eines am einen Ende tetanisirten Muskels um so weniger negativ sein, je näher sie dem nicht gereizten Ende liegen. Hermann hat hierfür den directen Beweis erbracht, indem er an einem regelmässig gebauten, parallelfaserigen Muskel eine Anzahl ableitender, ringförmig umfassender Fadenschlingen anlegte, und während das eine Ende tetanisirt wurde, die elektromotorische Kraft des Actionsstromes zwischen je zwei Ableitungsstellen bestimmte. Er fand dieselbe „annähernd proportional dem gegenseitigen Abstande derselben und sonst ganz unabhängig von deren Lage". Es ist somit „jeder von der Erregung durchlaufene Punkt während des Tetanus Sitz einer elektromotorischen Kraft, die der Verlaufsrichtung der Erregungswellen gleichgerichtet ist". Man sieht nun auch, dass die „negative Schwankung" in ihrer ursprünglichen Erscheinungsweise nichts weiter ist, als ein specieller Fall des tetanischen Actionsstromes, in dem bei Ableitung von einem künstlichen Querschnitt die entsprechenden Phasen ausfallen.

Da unter normalen Verhältnissen die Muskeln stets nur indirect, d. h. vom Nerven aus, erregt werden, so hat es ein besonderes Interesse, die Actionsströme unversehrter Muskeln auch bei dieser Art der Reizung zu untersuchen, zumal alle früheren Versuche über negative Schwankung lediglich aus Bequemlichkeitsgründen an dem an sich wohl am wenigsten geeigneten Objecte, dem vom Nerven aus tetanisirten Gastrocnemius des Frosches, angestellt worden sind. An demselben unversehrten Muskel wurde in der Folge auch die erste genauer zergliedernde Versuchsreihe über die Actionsströme bei indirecter Reizung und Ableitung von beiden sehnigen Enden unter Bernstein's Leitung und mit dessen Rheotom von Sigmund Mayer (28) ausgeführt. Die complicirten Erscheinungen, welche man diesfalls beobachtet, und die zu den verschiedensten Deutungen und Erklärungsversuchen Anlass gaben, wurden aber erst verständlich, als L. Hermann im Jahre

1877 daran ging, die Actionsströme regelmässig gebauter parallelfaseriger Muskeln bei indirecter Reizung zu untersuchen (27). Nach unseren derzeitigen Kenntnissen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die Erregung jeder Muskelfaser bei Reizung der zugehörigen Nervenfaser an einer beschränkten Stelle und zwar dort ausgelöst wird, wo jener nervöse Endapparat liegt, welcher zwischen der contractilen Substanz als Erfolgsorgan und der Nervenfaser als Leitungsorgan eingeschaltet ist. Wir werden später die histologischen und physiologischen Beziehungen zwischen Nerv und Muskel noch eingehender zu erörtern haben; für jetzt mag es genügen, zu bemerken, dass es als bewiesene Thatsache gelten darf, dass die Nervenfaser mit der oder den zugehörigen Muskelfasern nur in einem beschränkten Gebiete in Verbindung steht, was natürlich nicht ausschliesst, dass eine und dieselbe Muskelfaser von mehreren Nervenfasern an verschiedenen Stellen versorgt wird. Die in neuerer Zeit mehrfach aufgetauchte, insbesondere von J. Gerlach vertretene Anschauung, dass es eine eigentliche Nervendigung im Muskel gar nicht gebe, indem der zutretende Nerv die contractile Substanz in der ganzen Ausdehnung der Faser durchsetze und in Gestalt feinster varicöser Fibrillen überall zwischen die Elemente der Muskelfaser eindringe, darf wohl zur Zeit als widerlegt angesehen werden, umsomehr, als sich herausstellte, dass Gerlach's Nervenfibrillen im Wesentlichen nichts weiter sind, als die durch Goldchlorid dunkelroth gefärbte, also stark reducirende, interfibrilläre Substanz (Sarkoplasma) des Muskels. Entsteht daher die Erregung bei indirecter Reizung an den der Nervenendigung entsprechenden Faserstellen, so muss sie sich von hier aus nothwendig und zwar wellenförmig durch die Faser nach beiden Seiten hin fortpflanzen. Es lässt sich dies jedoch nicht nur theoretisch erschliessen, sondern ganz direct beweisen, und zwar sowohl auf dem Wege der histologischen Untersuchung als auch durch das physiologische Experiment. In ersterer Beziehung wurde neuerdings von verschiedenen Seiten (Föttinger, Rollett u. A.) der wichtige Nachweis geliefert, dass die an den Muskelfasern mancher Insecten nach geeigneter Behandlung des lebenden Gewebes mit härtenden und conservirenden Flüssigkeiten leicht zu beobachtenden „fixirten Contractionswellen“ sich ganz vorwiegend an den Eintrittsstellen von Nerven befinden, und zwar so, dass das Maximum der Verkürzung, d. i. der Gipfel der Welle, meist in der Mitte der Berührungsfläche (Sohle) des Doyér'schen Hügels gelegen ist. Dies sowie die directe Beobachtung noch lebender Fasern beweist unwiderleglich, dass die Nerveneintrittsstelle der Ausgangspunkt einer wellenförmig nach beiden Seiten fortschreitenden Contraction werden kann.

Ebenso sicher lässt sich nun aber auch galvanometrisch bei indirecter Reizung des ganzen Muskels das Fortschreiten einer negativen Reizwelle feststellen und so die von Du Bois-Reymond seiner Zeit gehegten Zweifel an dem wellenförmigen Ablauf der Erregung bei Reizung eines Muskels vom Nerven aus entkräften. Wir besitzen im M. adductor magn. des Frosches mit dem zugehörigen, etwa in der Mitte des Muskels eintretenden Nerven ein allen Anforderungen entsprechendes Präparat, dessen Herstellung zwar etwas mühevoller ist im Vergleich mit der des gewöhnlichen aus Gastrocnemius und Ischiadus bestehenden Nerven-Muskelpräparates, aber durch die Regel-

mässigkeit und Klarheit der Versuchsergebnisse reichlich entschädigt. Auf Grund der schon mitgetheilten Erfahrungen darf man annehmen, dass sich ein derartiges Präparat bei Reizung seiner Nerven mit Inductionsschlägen in elektromotorischer Beziehung ganz ebenso verhalten wird, als in dem Falle, wenn der Muskel an der Nerveneintrittsstelle, im speciellen Falle also in der Mitte, direct gereizt wird. Dabei ist es ein wesentlicher Vortheil, dass man bei indirecter Reizung von der Reizstelle selbst mit abzuleiten vermag. Läge jede Nervenendigung genau in der Mitte der zugehörigen Faser des parallelfaserigen Muskels, so würde sich offenbar von da aus im Augenblicke der Reizung eine negative Reiz- bezw. Contractionswelle nach beiden Seiten hin durch den Muskel fortpflanzen. Würde dann von der Mitte und dem einen Sehnenende eines solchen Muskels zum Galvanometer abgeleitet, während der Nerv mittels des Bernstein'schen Rheotoms in gleichen Pausen einzelne Reizanstösse erhält, so müsste ein doppelsinniger phasischer Actionsstrom nachzuweisen sein, bestehend aus einer ersten „atterminalen (abnervalen)" und einer zweiten „abterminalen (adnervalen)" Phase. In der That fand nun Hermann ein solches Verhalten bei seinen Versuchen am Sartoriuspräparat. Beide Muskelhälften zeigten gleichzeitig zuerst einen atterminalen, von der Mitte nach jedem Sehnenende hin gerichteten Strom, wenig später, und zwar um soviel, als die Reizwelle braucht, um sich von der Mitte aus nach den Enden hin fortzupflanzen, trat ein abterminaler Actionsstrom auf, der wegen des Decrements der Reizwelle stets schwächer war, als der erstere. Wird von beiden Sehnenenden abgeleitet, so ergiebt sich in jedem Momente die algebraische Summe der Wirkungen beider Hälften für sich; diese Summe würde natürlich bei einem genau symmetrisch gebauten Muskel = Null sein, bei anderen wechselt sie mit der Zeit ihr Vorzeichen. Durch diese Versuche Hermann's ist daher der wellenförmige Ablauf der Erregung auch bei indirecter Reizung physiologisch bewiesen, und wir können nunmehr dazu übergehen, die Actionsströme auch in dem verwickelteren Falle, bei indirecter Reizung des Gastrocnemius, zu betrachten. S. Mayer (l. c.) hatte gefunden, dass bei Ableitung von beiden sehnigen Enden des genannten Muskels nach jedem Einzelreize zuerst ein absteigender, dann ein aufsteigender Actionsstrom oder — wie man sich damals ausdrückte, weil der erstere Strom mit der negativen Schwankung des am Achillesspiegel angeätzten Muskels identificirt wurde — eine zuerst negative, dann positive Schwankung auftritt, eine Thatsache, welche später von Du Bois-Reymond mittels des Bernstein'schen Rheotoms, das auch S. Mayer benutzt hatte, von Hermann mittels des schon früher erwähnten (nicht repetirenden) Fallrheotoms bestätigt wurde. War der Achillesspiegel angeätzt, so fehlte der aufsteigende (positive) Theil des Actionsstromes. Uebrigens hatte schon vor Mayer Holmgren (29) mittels eines leichten Magneten (ohne Rheotom) häufig doppelsinnige Schwankungen am Gastrocnemius beobachtet, ausserdem aber auch Fälle rein positiver und rein negativer Schwankung. Man kann sich den M. gastrocnemius nach Hermann schematisch als einen Muskelrhombus vorstellen und kommt ausserdem der Wahrheit ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass jede Faser ihre Nerveneintrittsstelle in der Mitte hat (Fig. 121). Dann ist aber leicht ersichtlich, dass alle der oberen Ableitungslinie (*a b*), das heisst dem dickeren Theil des Muskels, entsprechenden Punkte

durch die von den Nerveneintrittsstellen ($\alpha - \beta$) ausgehenden Erregungswellen früher und stärker beeinflusst werden müssen, als die unteren, der Achillessehne entsprechenden Faserenden. Es wird also zunächst ein absteigender, dann aber ein schwächerer aufsteigender Actionsstrom resultiren. „Die obere Muskelhälfte müsste gerade umgekehrt zuerst aufsteigend, dann absteigend wirken; jedoch ist der Bau des Muskels hier wesentlich anders; der grösste Theil des oberen Neigungsstromes kann wegen der Einfaltung des oberen Spiegels überhaupt kaum nach aussen zur Wirkung kommen, so dass erstens die abterminale Phase der oberen Muskelhälfte meist gar nicht merklich ist und zweitens die obere Sehne im Ganzen wie eine Ableitung vom Längsschnitt zu betrachten ist. Bei Ableitung von beiden Sehnen sind in Folge dessen die Erscheinungen nicht wesentlich anders als bei Ableitung von Bauch- und Achillessehne. Die erste absteigende Phase rührt also zweifellos nicht vom Achillesspiegel, sondern vom Längsschnitt her, dagegen die zweite aufsteigende vom Achillesspiegel" (Hermann). Mit Anätzen des letzteren fällt die zweite Phase natürlich weg, da sich die Faserenden dann ohnedies negativ verhalten. Im Tetanus aber, wo Du Bois-Reymond zuerst den stromlosen

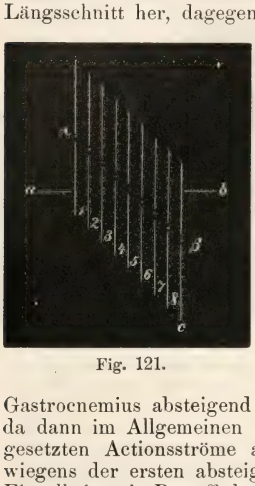


Fig. 121.

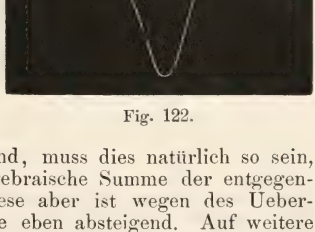
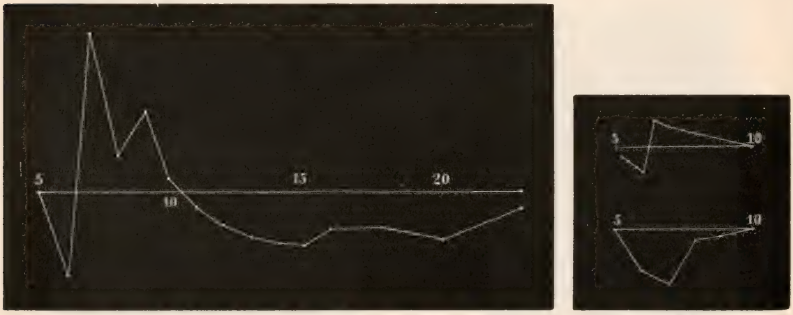


Fig. 122.

Gastrocnemius absteigend wirksam fand, muss dies natürlich so sein, da dann im Allgemeinen nur die algebraische Summe der entgegengesetzten Actionsströme auftritt. Diese aber ist wegen des Ueberwiegens der ersten absteigenden Phase eben absteigend. Auf weitere Einzelheiten in Betreff der elektromotorischen Wirkungen des gereizten Gastrocnemius näher einzugehen, liegt hier um so weniger Grund vor, als irgend welche neue theoretische Gesichtspunkte sich dabei nicht ergeben würden. Doch sei noch erwähnt, dass Matthias (30) in neuester Zeit mittels des schon oben beschriebenen Verfahrens, der „Rheotachygraphie" von Hermann die Actionsströme des Gastrocnemius graphisch dargestellt hat, wobei sich bei Ableitung von der Achillessehne und einer Stelle in der Nähe des nervösen Aequators doppelgipfelige Curven ergaben, die nach einer ersten absteigenden Phase eine zweite schwächere, aufsteigende erkennen lassen, worauf der Magnet mit geringen Abweichungen zum Nullpunkt zurückkehrt (Fig. 122). Diese Ungleichheit hat ihren Grund hauptsächlich in einer theilweisen Superposition der beiden Phasen, indem die Erregung die obere Ableitungsstelle noch nicht ganz passirt hat, wenn sie an der unteren angelangt ist. Noch complicirter würde sich der Verlauf der elektrischen Schwankungscurve des Gastrocnemius bei Ableitung von Mitte und

Achillessehne nach den schon mehrfach erwähnten Untersuchungen von Lee (l. c.) gestalten, bei welchen an Stelle der trägeren Bussole das leicht bewegliche Capillarelektrometer trat; im Uebrigen wurde auch hier das Rheotomverfahren angewendet. Die Curve (Fig. 123a) entspricht einer dreiphasischen Schwankung, deren beide negative Abschnitte durch ein zweigipfeliges, positives und sehr steiles Stück getrennt erscheinen. Die Dauer des ganzen Vorganges betrug 0,26 Sek.; ein Werth, der, wie schon erwähnt, etwa der Zuckungsdauer des Muskels gleichkommt. Die Schwankungswelle des Sartorius (bei Ableitung von Mitte und Ende des Muskels) fand dagegen auch Lee zweiphasisch, wobei ein merkliches Decrement am frischen, unversehrten Muskel nicht bemerkbar war und beide Abschnitte ziemlich symmetrische Gestalt zeigten (Fig. 123 *b*). Ist dagegen das Sehnenende des Muskels auch nur in geringem Grade beschädigt, so überwiegt die erste („negative") Phase, und leicht verschwindet,



a *b*

Fig. 123. *a* Dreiphasische Schwankungscurve des M. gastrocnemius. *b* zweiphasische Schwankungscurve des M. sartorius. Oben des normalen, unten des verletzten Muskels. (Nach Fr. S. Lee.)

wie die untere Curve derselben Figur zeigt, die zweite ganz. In diesem Falle erscheint die nunmehr einsinnige Schwankung nicht merklich kürzer als früher beide Phasen zusammen, was wieder auf eine Superposition der beiden Componenten hinweist. Auch die dreiphasische Welle des Gastrocnemius erleidet bei fortschreitender Ermüdung oder Verletzung des unteren Muskelendes eine Veränderung in dem Sinne, dass zunächst der mittlere positive Abschnitt verschwindet oder nur angedeutet erscheint. Im Uebrigen bieten die Ermüdungsveränderungen der elektrischen Schwankungscurve quergestreifter Muskeln auch noch insofern ein besonderes Interesse, als sie einen weiteren Beleg für die schon oben hervorgehobenen nahen Beziehungen zwischen dem Actionsstrom und den Contractionserscheinungen liefern. Nach Lee ändert sich die Curve des ersteren in gleichem Sinne wie die der Zuckung, indem einerseits durch Verkleinerung aller Ordinaten die Höhe abnimmt, während andererseits der zeitliche Verlauf ein gedehnterer wird.

Wie sich aus den bisherigen Erörterungen ergiebt, lassen sich alle an freipräparirten Muskeln während der durch directe oder in-

directe Reizung angeregten Thätigkeit zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen mit grösster Leichtigkeit und ohne Zuhülfenahme weiterer Hypothesen aus der Hermann'schen Alterationstheorie unter der einfachen Voraussetzung erklären, dass erregter Faserinhalt ganz ebenso wie absterbender sich normalem bezw. ruhendem gegenüber negativ-elektrisch verhält. Mit Rücksicht auf die der Theorie zu Grunde liegenden Vorstellungen erscheint dies eigentlich selbstverständlich, da es sich ja in beiden Fällen um eine im Sinne Hering's „absteigende" Aenderung der lebendigen Substanz handelt, so dass die Actions- und Ruheströme auf dieselbe Ursache zurückzuführen wären, „insofern beide als das äussere Symptom einer verschiedenen Geschwindigkeit der absteigenden Aenderung der beiden ableitend verbundenen Theile anzusehen sind". Ein principieller Unterschied zwischen Actions- und Ruhestrom existirt hiernach ebensowenig wie zwischen erregter und absterbender Muskelsubstanz. Von diesem Gesichtspunkte aus ist auch die Frage gegenstandslos, ob man die oben besprochenen „Kalieströme" des Muskels als Actionsströme aufzufassen habe oder nicht. Der Umstand, dass sie auch am ätherisirten Muskel hervortreten, kann ebensowenig etwas gegen die erstere Ansicht beweisen, wie das Auftreten des gewöhnlichen Demarcationsstromes unter denselben Bedingungen für die letztere.

Vom Standpunkte der Molekulartheorie aus bieten namentlich die elektromotorischen Wirkungen unversehrter, an sich stromloser Muskeln der Erklärung grössere Schwierigkeiten, die sich nur durch die Annahme gewisser Hülfshypothesen beseitigen lassen. Von einer eingehenderen Erörterung derselben darf hier um so eher Umgang genommen werden, als ihren Ausgangspunkt die Lehre von der Parelektronomie bildet, deren Unrichtigkeit zur Zeit wohl kaum noch bezweifelt werden dürfte. Nur mit einem Worte sei daher das Grundprincip erwähnt, welches Du Bois-Reymond zur Erklärung der negativen Schwankung des Demarcationsstromes aufstellte. Dieselbe beruht hiernach wesentlich auf einer Abnahme der elektromotorischen Kraft der „Molekeln" oder der Herstellung einer nach aussen schwächer wirksamen Anordnung derselben. Auch Bernstein's neue „elektrochemische Theorie" setzt eine „Abnahme der Ladungen in den Molekülen" voraus und erklärt hieraus die Negativität jeder erregten Stelle. „Pflanzt sich die Reizwelle zum Querschnitt hin fort, so nehmen auch bis zu diesem die Ladungen der Moleküle ab; aber ist die Welle zum Querschnitt gelangt, so kann sie nicht einen Strom in umgekehrter Richtung erzeugen, etwa eine zweite positive Phase der Schwankung, weil die Ladungen der Moleküle nach ihren Querschnittseiten hin immer die gleichen sind." Um die elektromotorischen Wirkungen stromloser Muskeln zu erklären, muss Du Bois-Reymond seine Zuflucht zu der Hypothese nehmen, dass die am natürlichen Querschnitt vorausgesetzte parelektronomische Schicht oder Strecke an der negativen Schwankung gar nicht oder nur in geringerem Maasse theilnehme, während sich nach Bernstein die unversehrten Faserenden wie jeder andere Längsschnittpunkt verhalten. Du Bois-Reymond glaubte sogar in dem Anbranden der Erregungswellen am natürlichen Querschnitt direct die Ursache der Parelektronomie erblicken zu dürfen, indem er die Ansicht aussprach, dass dadurch die Entwicklung parelektronomischer Molekeln begünstigt werde.

Es dürfte aus dem Vorhergehenden klar geworden sein, dass sich demgegenüber die Hermann'sche Alterationsstheorie schon durch ihre unvergleichlich grössere Einfachheit empfiehlt; nicht minder aber fällt der Umstand ins Gewicht, dass sie, wie im Folgenden noch zu zeigen sein wird, auch solche elektromotorische Wirkungen lebender Gewebe unter einheitlichen Gesichtspunkten zu behandeln gestattet, denen gegenüber sich die Molekulartheorie bisher als völlig ohnmächtig erwiesen hat (Drüsen- und Pflanzenströme). Sie erhebt sich endlich über den Rang einer bloss willkürlichen, den Thatsachen angepassten Hypothese durch eine Reihe experimenteller Erfahrungen, welche an der Richtigkeit der zu Grunde liegenden Vorstellungen nicht zweifeln lassen. Abgesehen von allen schon ausführlich besprochenen, den „Ruhestrom" betreffenden Erfahrungen, sowie den Beobachtungen über die Actionsströme der Muskeln, wo sich die Alterationstheorie glänzend bewährte, sind noch einige Befunde zu erwähnen, deren Besprechung sich hier am besten anschliessen lässt. Hierher gehört vor Allem das elektromotorische Verhalten der sogenannten idiomusculären Contraction. Bekanntlich verlieren absterbende Muskeln, insbesondere von Warmblütern, ihr Leitungsvermögen beträchtlich früher als ihre Erregbarkeit; die contractile Substanz gewinnt, wie sich Funke ausdrückte, immer mehr die Eigenschaften einer zähen Masse, die den local erhaltenen Eindruck, statt ihn weiter zu leiten, immer dauernder behält. Schliesslich erhält man bei local beschränkter Reizung überhaupt nur eine locale Contraction der Fasern, welche meist nicht mehr schwindet. Es handelt sich also hier so zu sagen um eine fixirte Contractionswelle, die sich über einen grösseren oder kleineren Faserabschnitt ausdehnt. Der localen Dauercontraction muss aber auch eine örtliche Dauererregung entsprechen, und diese ihrerseits bedingt wieder Negativität gegen normale Faserstellen. Czermak hat nun in der That bereits im Jahre 1857, also 10 Jahre vor Begründung der Alterationstheorie, den Nachweis geliefert, dass wenn man den Nerven eines Froschpräparates auf einen Muskel mit idiomusculärem Wulst fallen lässt, so dass er diesen und einen normalen Längsschnittpunkt berührt, eine Zuckung eintritt, womit also bewiesen war, dass zwischen dem Wulst einer- und der unveränderten Oberfläche andererseits eine elektrische Spannungsdifferenz besteht. Spätere Untersuchungen von Kühne und Harless haben nun in der That gezeigt, dass er sich stets negativ verhält gegen alle übrigen Faserstellen.

Ich selbst hatte wiederholt Gelegenheit (16), mich davon zu überzeugen, dass auch in der Continuität des Sartorius vom Frosch negative Zonen vorkommen können, welche durch partielle Dauercontractionen des sonst gänzlich unversehrten Muskels bedingt werden und unter Umständen zu sehr kräftigen Strömen Anlass geben. Wie man leicht sieht, kann hierdurch unter Umständen der Anschein erweckt werden, dass an den unversehrten Faserenden eine parelektronomische Schicht von messbarer Ausdehnung (parelektronomische Strecke) besteht, da es denkbar erscheint, dass in einem solchen Falle oberflächliches Anätzen des natürlichen Querschnittes in der Nähe eines Sehnenendes den gesetzmässigen Strom nicht sofort hervortreten lässt, wenn der abgeleitete Längsschnittpunkt sich in gleichem Grade oder stärker negativ verhält, als der künstliche Querschnitt des betreffenden Muskelendes. Künstlich lässt sich eine solche stehende Contractionswelle an

einer beliebigen Stelle eines parallelfaserigen Muskels leicht durch örtliche Einwirkung einer Veratrinlösung erzeugen, durch welche bekanntlich das Abklingen der Erregung ganz ausserordentlich verzögert wird. Hermann erreichte dasselbe durch energische Abkühlung des Muskels. Wenn es endlich als Prüfstein einer Theorie gelten darf, dass sich neue Thatsachen auf Grund derselben vorhersagen lassen, so müssen endlich auch die „secundär-elektromotorischen Erscheinungen" genannt werden, deren Erörterung später folgt.

Als es durch Versuche an freipräparirten Muskeln sichergestellt war, dass der Zustand der Thätigkeit von galvanometrisch nachweisbaren elektromotorischen Veränderungen begleitet wird, war es ein naheliegender Wunsch, dieselben auch an den unversehrten, in situ

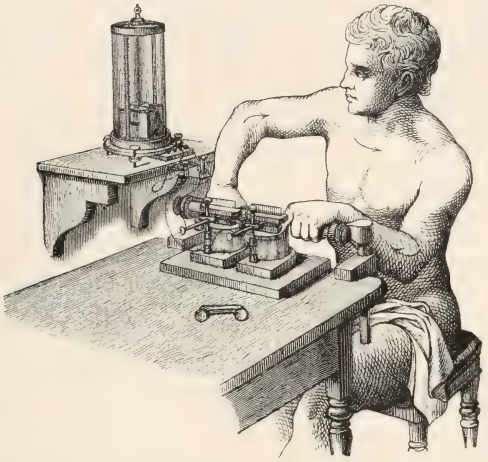


Fig. 124. Der Du Bois'sche „Willkürversuch". (Nach Du Bois-Reymond.)

befindlichen Muskeln der Warmblüter und des Menschen festzustellen, und Du Bois-Reymond hat dieser Aufgabe eine mit bewundernswerthem Fleiss durchgeführte Untersuchung gewidmet, welche als ein Muster consequenter, zielbewusster Forschung gelten muss. Waren seine Bemühungen, am nicht enthäuteten Frosch durch die Haut hindurch Spannungsdifferenzen im Sinne des „ruhenden Muskelstromes" zu entdecken, durch die starke elektromotorische Wirksamkeit der Haut selbst vereitelt worden, so begegneten dieselben Versuche am Menschen nicht minderen Schwierigkeiten, deren nähere Erörterung hier unterbleiben kann, da zur Zeit ebensowenig Grund vorliegt, den menschlichen Muskeln während der Ruhe eine merkliche elektromotorische Wirksamkeit zuzuschreiben, wie denen des Frosches oder irgend eines anderen Thieres. Dagegen schienen Du Bois-Reymond's Bemühungen, während der willkürlichen Contraction nach aussen ableitbare Ströme nachzuweisen oder in der Sprache seiner

Theorie die negative Schwankung des präexistenten Muskelstromes zu demonstriren, in der That von Erfolg gekrönt zu sein. Der berühmte Versuch, um den es sich hier handelt, und der seiner Zeit grosses Aufsehen hervorrief, besteht in Folgendem. Ein oder mehrere Finger (am besten die Zeigefinger) jeder Hand werden in Zuleitungsgefässe getaucht, welche mit den Enden des Bussol- bezw. Multiplicatorkreises in passender Weise verbunden sind (Fig. 124). Ist der Magnet unter dem Einflusse des in diesem Falle meist geringen Eigenstromes, der von verschiedenen Ungleichartigkeiten beider abgeleiteten Hautstellen herrühren kann, zur Ruhe gekommen, und man spannt nun die Muskeln des einen Armes kräftig an, so entsteht in der Regel sofort ein Ausschlag im Sinne eines im Arme aufsteigenden Stromes, dessen elektromotorische Kraft nach späteren Messungen von Hermann sehr gering ist (0,0014 — 0,0023 Dan.). Ein analoges Resultat lässt sich auch bei Ableitung von beiden Füssen erzielen. Für das Gelingen des Versuches ist es wesentlich, dass die willkürliche Muskelaction eine möglichst kräftige sei. Du Bois-Reymond spannte den Arm stets derart an, „dass die Muskeln sich hart wie Holz anfühlen, dass der Arm heftig erzittert, und dass nach einigen Sekunden ein lebhaftes Gefühl von Wärme im Arm verspürt wird". Bisweilen erwies sich auch, nach einem Vorschlag von Mousson, ein gleichzeitiges Zusammenwirken mehrerer Personen, nach Art einer Säule, vortheilhaft, wobei zwischen je zwei ein Gefäss mit concentrirter NaCl-Lösung angebracht wurde, in welches jede der beiden Personen einen Finger taucht und dann gleichzeitig je einen (gleichnamigen) Arm anstrengt. Alle so zu beobachtenden galvanischen Wirkungen zeichnen sich durch eine auffallend lange Nachdauer aus, sowie durch ihre Unfähigkeit, secundäre Erregung des physiologischen Rheoskopes hervorzurufen, ein Umstand, auf den wir später noch zurückkommen werden, und der seinerseits gegen die Auffassung Du Bois-Reymond's, dass es sich hier um den Ausdruck der negativen Schwankung des Muskelstromes der menschlichen Gliedmaassen handelt, durchaus keinen begründeten Einwand bilden könnte. Dagegen sind in der Folge noch verschiedene andere Bedenken geäussert worden, die sich theils auf die Richtung der beobachteten Ströme, theils aber auf die Möglichkeit beziehen, jene auf Temperaturänderungen der Muskeln oder irgendwie vermittelte elektromotorische Wirkungen der Haut zurückzuführen. In ersterer Beziehung wurde auf den Widerspruch hingewiesen, der darin liege, dass die Wirkung bei der Zusammenziehung der Muskeln am Froschbeine absteigend, an den Armen (und Füssen) des Menschen dagegen aufsteigend sein sollte. Du Bois-Reymond fand nun am enthäuteten Unterschenkel des Kaninchens thatsächlich Spannungsdifferenzen im Sinne eines absteigenden „Ruhestromes" und constatirte dementsprechend eine aufsteigende negative Schwankung. Mit Rücksicht auf das, was vom Standpunkte der Hermann'schen Theorie über Ströme von Muskelcomplexen, wie sie ganze Extremitäten darstellen, gilt, ist allerdings weder dem genannten Einwande, noch auch dem von Du Bois-Reymond gelieferten Nachweis der entsprechenden Schwankung am Kaninchenunterschenkel irgendwelche Bedeutung beizumessen. In der von der Pariser Akademie zur Prüfung des Du Bois-Reymond'schen Versuches am Menschen eingesetzten Commission hat dagegen der ältere Bequerel zuerst einen Einwand gegen dessen Deutung erhoben, auf

den wir noch etwas näher eingehen müssen, da er sich in der Folge trotz des Widerspruchs von Seiten Du Bois-Reymond's als durchaus begründet erwiesen hat. Nach Bequerel's Meinung würde beim willkürlichen Tetanus des Armes eine verstärkte Hautabsonderung am Finger stattfinden, wodurch die elektromotorische Beschaffenheit der Haut selber eine Veränderung erleiden könnte.

In der That zeigte sich, als Du Bois-Reymond auf Wunsch Bequerel's die beiden Zeigefinger seiner Hände erst dann in die Zuleitungsgefässe tauchte, nachdem der eine Arm willkürlich angespannt und wieder erschlafft war, „ein schwacher Ausschlag in derselben Richtung, als ob bei eingetauchtem Finger derselbe Arm angespannt worden wäre"; doch wurde dieser Umstand auf die schon erwähnte lange Nachwirkung der vermeintlichen negativen Schwankung bezogen. Für entscheidend zu Gunsten seiner Anschauung hielt Du Bois-Reymond jedoch vor Allem folgenden Versuch. Um örtlichen Schweiss hervorzurufen, wurden die Hand und der Unterarm in einen Guttaperchasack gesteckt, der unterhalb des Ellenbogens um den Arm zugebunden wurde. Darüber wurde Hand und Unterarm noch mit einer wollenen Decke umwickelt. Nach einiger Zeit wurde dann die schweissbedeckte Hand mit der normalen in bekannter Weise galvanometrisch verglichen, wobei sich herausstellte, dass nicht, wie es nach Bequerel's Ansicht zu erwarten schien, die erstere negativ, sondern umgekehrt positiv gegen die letztere sich verhielt. Dass es sich dem ungeachtet bei dem Du Bois-Reymond'schen Willkürversuch um nichts weiter handelt, als um das Auftreten eines Secretionsstromes, hat erst viel später L. Hermann festgestellt, dem wir auch den ersten sicheren Nachweis wirklicher, durch den Actionsstrom bedingter, galvanischer Muskelwirkungen am lebenden menschlichen Körper verdanken. Im Anschluss an seine Untersuchungen (über die Actionsströme) an Froschmuskeln versuchte es Hermann zunächst an einer einzelnen passenden Muskelgruppe, den hier zu erwartenden tetanischen decrementiellen Actionsstrom nachzuweisen, und wählte hierzu den Vorderarm, indem er mittels geeigneter Elektroden vom dicken Fleische und von der Gegend dicht über dem Handgelenk ableitete. Die Elektroden bestanden aus dicken mit $ZnSO_4$ getränkten Seilen, welche um die erwähnten Stellen des Armes herumgeschlungen wurden. Es trat aber hier ebensowenig wie bei analogen Versuchen am Oberschenkel der erwartete absteigende Strom hervor, sondern nur geringe und unregelmässige Ablenkungen. Es schien daher durchaus fraglich, ob es an menschlichen Muskeln unter den bezeichneten Umständen bei willkürlicher Erregung überhaupt zur Entwickelung eines decrementiellen Actionsstromes kommt. Hermann wendete sich daher, und zwar mit um so grösserem Erfolge, der Aufgabe zu, die phasischen Actionsströme unter denselben Bedingungen, jedoch bei künstlicher Reizung vom Nerven aus zu untersuchen (27). Wie oben auseinandergesetzt wurde, lässt sich mittels des Rheotomverfahrens

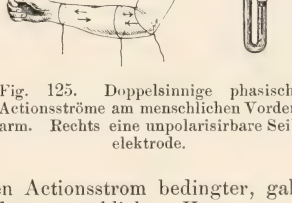


Fig. 125. Doppelsinnige phasische Actionsströme am menschlichen Vorderarm. Rechts eine unpolarisirbare Seilelektrode.

zwischen je zwei Punkten eines unversehrten, direct oder indirect gereizten Muskels ein doppelsinniger Strom nachweisen, dessen erste Phase adnerval, dessen zweite adnerval gerichtet ist. In Folge des Decrementes der Reizwelle im ausgeschnittenen Muskel erscheint die zweite Phase merklich schwächer als die erste. Die Anordnung des Versuches zeigt die beistehende Figur 125 nach Hermann. Die Reize müssen so stark sein, dass kräftige Zuckungen der Vorderarmmuskeln eintreten. Das Resultat, welches in dem Auftreten eines zweiphasischen, zuerst absteigenden (atterminalen), dann aufsteigenden (abterminalen) Actionsstromes besteht, war so regelmässig, dass Hermann diesen Versuch als einen der sichersten in der Elektrophysiologie bezeichnen durfte, „in welchem ausnahmsweise einmal der Mensch schönere und weitergehende Resultate giebt, als der Frosch". Auch bei Ableitung von dem oberen Theil der Vorderarmmuskeln in der durch die Fig. 125 angedeuteten Weise liefert der Versuch das zu erwartende Resultat, nämlich im Sinne der eingezeichneten Pfeile wieder zuerst eine atterminale (diesmal aufsteigende), dann eine abterminale (absteigende) Phase des Actionsstromes. Der „nervöse Aequator", d. h. derjenige Muskelquerschnitt, „in den der gemeinsame Schwerpunkt aller Nerveneintrittsstellen fallen würde, wenn letztere ein gewisses, überall gleiches Gewicht hätten", liegt am menschlichen Vorderarm ziemlich nahe dem Ellenbogen. Bemerkenswerth ist die annähernde Gleichheit beider Phasen, woraus zu schliessen, „dass ein Decrement der Erregungswelle am ganz normalen, blutdurchströmten Muskel nicht existirt", woraus sich unmittelbar erklärt, dass es nicht gelingt, beim Tetanisiren ohne Rheotom mit Sicherheit Actionsströme nachzuweisen. Es kann daher auch der bei willkürlicher Innervation von Du Bois-Reymond beobachtete aufsteigende Arm- und Beinstrom kein von den Muskeln herrührender Actionsstrom sein. Dass es sich dabei im Sinne der ursprünglichen Vermuthung Bequerel's um einen durch die Thätigkeit der Hautdrüsen bedingten „Secretionsstrom" handelt, haben Hermann und Luchsinger in der Folge direct durch Versuche erwiesen, auf welche noch näher einzugehen sein wird. Dass aber, wie Du Bois-Reymond fand, bei gleichzeitiger Ableitung von einer schwitzenden und einer trockenen Hand die erstere einen absteigenden Strom anzeigt, kann nicht als ein entscheidender Gegengrund angesehen werden, da es nicht sowohl auf das vorhandene Secret, als vielmehr auf den durch Nervenreizung vermittelten Secretionsvorgang selbst ankommt. Wie die Bernstein'schen Versuche über die negative Schwankung, beziehungsweise die Actionsströme an Froschmuskeln, so bieten auch die Untersuchungen Hermann's am Vorderarm des Menschen erwünschte Gelegenheit zur Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im normalen menschlichen Muskel. Als wahrscheinlichster Werth derselben ergaben sich 10—13 m in der Sekunde.

Matthias (30) ist es neuerdings gelungen, mittels des Hermann'schen Verfahrens der „Rheotachygraphie", dessen bereits oben gedacht wurde, auch die Actionsströme des menschlichen Vorderarmes graphisch darzustellen.

Es ist leicht ersichtlich, dass sich glattmuskelige Theile in Folge des viel langsameren Ablaufs aller Erregungserscheinungen in vieler Hinsicht besser zur Untersuchung der Actionsströme eignen würden,

als quergestreifte, an denen derartige Untersuchungen bisher fast ausschliesslich angestellt wurden. So ist ohne Weiteres klar, dass bei einer so langsamen Fortpflanzung der Contractionswelle wie etwa im Ureter des Kaninchens die phasischen Actionsströme selbst ohne Zuhülfenahme der Repetitionsmethode unmittelbar an einer empfindlichen Bussole nachweisbar sein würden. Leider ist aber die Zahl der eventuell brauchbaren Objecte eine äusserst beschränkte, insbesondere desshalb, weil eine örtlich ausgelöste Erregung bei den meisten glattmuskeligen Organen local beschränkt bleibt und sich nicht fortpflanzt. Dagegen bildet der Herzmuskel, dessen physiologische Eigenschaften ihm gewissermaassen eine Mittelstellung zwischen quergestreiften Skeletmuskeln und glatten Muskelzellen verschaffen ein ausserordentlich geeignetes Object zur Untersuchung der galvanischen Erscheinungen. Schon im Jahre 1855 beobachteten Kölliker und H. Müller (31) die negative Schwankung bei der spontanen Contraction eines mit künstlichem Querschnitt versehenen Froschherzens mittels des Multiplicators und entdeckten bald darauf, dass auch secundäre Zuckung vom gleichen Präparat aus zu erhalten ist, wenn der Nerv eines stromprüfenden Froschschenkels in geeigneter Weise über Längsschnitt und Querschnitt gebrückt wird. Bei jeder Systole erfolgte eine Zuckung des Schenkels, und zwar derart, dass sie sich immer nach der Systole der Vorkammern und um ein kaum merkliches Zeitmoment vor der Systole der Kammern einstellte. „Die Zuckung am stromprüfenden Schenkel trat bald am Unterschenkel, bald am Tarsus und den Zehen ein und war immer sehr deutlich als einmalige vorübergehende Contraction.“ (l. c. p. 99.)

Später stellte sich dann heraus, dass derselbe Versuch auch am gänzlich unversehrten Herzen von Erfolg begleitet ist und selbst bei querer Lagerung des secundären Nerven über der Mitte der vorderen Fläche der Kammer gelingt. Da, wie früher mitgetheilt wurde, die Oberfläche des unversehrten Herzens isoelektrisch ist, so beweist auch wieder die zuletzt erwähnte Beobachtung am stromlosen Herzmuskel, dass die von Du Bois-Reymond seiner Zeit vertretene Deutung der secundären Zuckung als einer Folgeerscheinung negativer Schwankung nicht richtig sein kann, sondern dass die mit der Thätigkeit des Muskels verknüpften elektromotorischen Wirkungen (Actionsströme) als auslösender Reiz auf den anliegenden Nerven gewirkt haben müssen. Die von Kölliker und Müller entdeckten Thatsachen wurden später von Meissner und Cohn bestätigt und erweitert (32). Donders (33) wiederholte dann die Versuche über secundäre Erregung vom Herzen aus unter Anwendung der graphischen Methode. Er verzeichnete bei Kaninchen und Hunden gleichzeitig die Herzschläge und die Contractionen eines stromprüfenden Froschschenkels, dessen Nerv auf dem Herzen ruhte. Es zeigte sich, dass in der Regel jede Systole eine einfache Zuckung des Schenkels auslöste. Ausnahmsweise sah Donders, wie vordem schon Kölliker und Müller, die einfache Systole von einer secundären Doppelzuckung gefolgt. Stets liess sich auch hier nachweisen, dass die secundäre Zuckung merklich früher eintrat, als die primäre Contraction des Herzens (beim Kaninchen um etwa $^1/_{70}$ Sekunde). Bei einem eben getödteten Hunde, dessen rechter Vorhof noch schwach schlug, betrug die Zeitdifferenz sogar $^1/_{17}$ Sekunde. Dieselbe Thatsache constatirte auch wieder Nuël am Froschherzen. Beim Hunde konnte

er mit Hülfe des physiologischen Rheoskops nachweisen, dass die Zusammenziehung des Vorhofes ganz ebenso von einer elektromotorischen Schwankung begleitet ist, wie die des Ventrikels, und dass der Zeitunterschied zwischen den beiden elektromotorischen Vorgängen dem der Contraction beider Herzabschnitte ganz entspricht.

Um den zeitlichen Verlauf und die Form der die Thätigkeit des Herzmuskels begleitenden, elektromotorischen Schwankung (der „Reizwelle") genauer festzustellen, unternahmen fast gleichzeitig Engelmann (34) und Marchand (35) Versuche am Froschherzen mittels des Bernsteinschen Rheotoms. Der durch Abtrennung vom Vorhof ruhig gestellte Ventrikel wurde entweder an der Basis oder an der Spitze mit je einem einzelnen Inductionsschlag gereizt; wie nun auch die Lage der abgeleiteten Strecke auf der Kammeroberfläche gelegen sein mochte, wie immer ihre Länge und ihr Abstand vom Reizorte verändert wurde, stets trat als erster Erfolg ein im Herzen vom Orte des Reizes weg gerichteter Strom auf. Zum Nachweis dieser Thatsache ist übrigens das Rheotom gar nicht nöthig. Der Galvanometerkreis kann dauernd geschlossen bleiben; bei genügender Länge der abgeleiteten Strecke sieht man dann schon bei mässiger Empfindlichkeit der Bussole jedes Mal als erste Wirkung des Reizes eine Ablenkung des Scalenbildes in dem angegebenen Sinne. Es folgt hieraus zunächst, dass jeder Theil des Kammermuskels während der Erregung vorübergehend negativ-elektromotorisch wirksam wird und dass diese Negativität sich (wie auch die Contraction nach Engelmann's Untersuchung) vom Orte der Reizung, gleichviel, wo dieser gelegen ist, nach allen Richtungen durch die Kammer fortpflanzt. Mittels des Rheotoms liess sich nun weiter feststellen, dass bei Ableitung der äusseren Kammeroberfläche von zwei in der Ruhe unwirksamen, ungleich weit vom Orte der Reizung entfernten Stellen das elektromotorische Verhalten des Herzens in der Regel vollständig dem eines parallelfaserigen, gewöhnlichen, quergestreiften, von zwei Längsschnittpunkten abgeleiteten Muskels entspricht, indem in der Mehrzahl der Fälle eine doppelsinnige Schwankung auftritt, und zwar derart, dass die dem Reizorte näher gelegene Stelle zunächst negativ und dann positiv gegen die entferntere wird (Fig. 126). In einer nicht geringen Zahl von Fällen fehlte jedoch die zweite (positive) Phase, und stellte sich entweder der anfängliche indifferente Zustand wieder her, oder es hinterblieb eine schwache Nachwirkung im Sinne einer Negativität der dem Reizorte näheren Stelle, die unter allen Umständen zuerst negativ-wirksam wird. Das Fehlen der zweiten Phase in den zuletzt erwähnten Fällen würde sich unter der Voraussetzung erklären lassen, dass die beiden Schwankungen zeitlich zu nahe beisammenlagen, um sich deutlich sondern zu können. Denn bei kurzer ab-

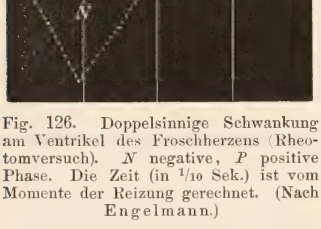


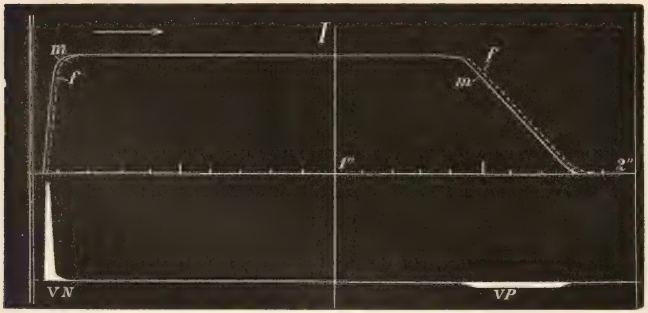
Fig. 126. Doppelsinnige Schwankung am Ventrikel des Froschherzens (Rheotomversuch). *N* negative, *P* positive Phase. Die Zeit (in 1/10 Sek.) ist vom Momente der Reizung gerechnet. (Nach Engelmann.)

geleiteter Strecke und normaler Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann die Negativitätswelle, wie leicht ersichtlich, an der zweiten Elektrode schon anlangen, bevor an der ersten der Gipfel der Negativität noch erreicht ist. Im Einzelnen ergiebt sich aus Engelmann's Versuchen bezüglich des zeitlichen Verlaufs der Schwankung, dass dieselbe am Orte der Reizung anscheinend sofort nach Eintreffen des Reizes, also ohne merkliche Latenz beginnt. Das Stadium der steigenden Negativität hat durchschnittlich eine Dauer von etwa 0,09 Sekunde, so dass, da der Beginn der Contraction nach Engelmann's Messungen beim Froschherzen sicher nicht früher als nach 0,1 Sekunde anhebt, das Maximum der Negativität, wie auch schon aus früher erwähnten Thatsachen hervorgeht, sicher vor Anfang der Zuckung fällt.

Bemerkenswerth ist das continuirliche und ziemlich geradlinige Ansteigen der Negativität, da es neuerdings beweist, dass die Systole eine einfache Zuckung und nicht ein Tetanus ist. Gegentheilige Beobachtungen hat Fredericq am Hundeherzen gemacht. Das Stadium sinkender Negativität zeigt im Allgemeinen eine erheblich längere Dauer und einen verwickelteren Verlauf der Schwankungscurve. Kommt es wie in der Mehrzahl der Fälle zur Stromumkehr, so eilt die Kraft durchschnittlich in ziemlich geradem Laufe vom Maximum der Negativität aus dem Maximum der Positivität zu, um von diesem allmählich auf Null zu sinken. Die Gesammtdauer der Schwankung hängt von vielen Umständen ab. Bei doppelsinniger Schwankung fand sie Engelmann im Mittel zu 0,436, bei einfacher zu 0,211 Sekunde. Die örtliche Dauer der negativ elektromotorischen Wirksamkeit wird hiernach durchschnittlich auf wenigstens 0,2 Sekunde veranschlagt werden dürfen. In Bezug auf die absolute Grösse der elektromotorischen Kraft der Erregungsschwankung kann zunächst soviel mit Sicherheit gesagt werden, dass sie von einer Ordnung mit der künstlicher Querschnitte ist. Bei Ableitung von natürlichem Längsschnitt und ganz frisch hergestelltem, nicht zu kleinem künstlichen Querschnitt beobachtet man niemals eine Stromumkehr in Folge der Reizung, sondern nur Schwächung und höchstens gänzliches Verschwinden; dagegen tritt Umkehr bei gesunkener manifester Kraft sehr gewöhnlich ein, und zwar um so auffälliger, je tiefer die Kraft gesunken ist. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Negativitätswelle durch das Herz läuft, beträgt nach Engelmann etwa 20 bis 40 mm; doch dürfte dieselbe vor dem Herausschneiden des Herzens wesentlich grösser sein und hängt ausserdem in hohem Grade von der Temperatur ab. Bei Reizung des Ventrikels von den Vorkammern aus und in der Ruhe unwirksamer Ableitung der Kammer von Basis und Spitze wird zunächst die Basis negativ, darauf — wenigstens häufig — positiv wirksam gegen die Spitze. Dies zeigt sich sowohl bei spontan klopfendem Herzen als bei künstlicher Erregung des Vorhofes. Da die Negativität der Basis erst nach Ablauf der Vorhofcontraction anhebt, kann sie nicht auf Erregung des Vorhofes bezogen werden, wogegen auch die erhebliche Grösse der Wirkung, im Gegensatz zu der höchst geringen bei directer Ableitung von den Atrien, spricht. Man muss demnach annehmen, dass die Erregung des Ventrikels unter normalen Verhältnissen an der Basis beginnt.

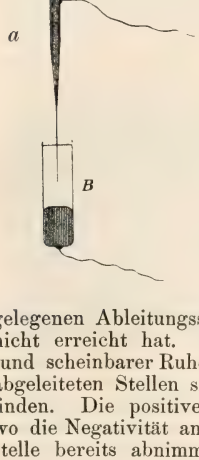
Von den Resultaten Engelmann's und Marchand's weichen jene nicht unerheblich ab, welche mittels der gleichen Methode (Rheotom) B.-Sanderson und Page am Froschherzen erhielten (36), indem sie die Actionsströme des vom Vorhof durch eine Ligatur getrennten und mit einzelnen Inductionsschlägen gereizten Ventrikels mittels eines (besonders hierzu construirten) Rheotoms untersuchten. Auch bei diesen Versuchen zeigte sich, dass jede erregte Stelle des Herzmuskels sich negativ verhält zu jeder nicht erregten und dass sich der Vorgang der Erregung (bezw. die Negativität) vom Reizorte aus nach allen Seiten hin gleichmässig verbreitet, und zwar mit einer erheblich grösseren Geschwindigkeit, als Engelmann angenommen hatte. Nach den Messungen von B.-San-

Fig. 127. *b* Schematische Darstellung der elektrischen Schwankung bei einer künstlich hervorgerufenen Herzcontraction. (Nach B.-Sanderson und Page.) Die ausgezogene Linie entspricht dem Verlauf der Negativität an der dem Reizorte näher gelegenen Elektrode. Die punktirte Curve dagegen der Negativität an der davon entfernten Ableitungsstelle. Die mittlere Linie markirt die Zeit in 1/10 Sek. *VN* entspricht der negativen, *VP* der positiven Schwankung am Rheotom von Bernstein.



derson und Page beträgt nämlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Negativitätswelle im Froschherzen bei etwa 12° C. 125 mm in der Sekunde, während Engelmann nur 20—40 mm fand. An jedem Punkte des Ventrikels erreicht die Negativität rasch eine gewisse Höhe, auf der sie sich dann verhältnissmässig lange (mehr als 1 Sekunde) gleichmässig erhält, um hierauf langsamer wieder abzusinken. Die Gesammtdauer der örtlichen Negativität beträgt bei + 18° C. 1,6″ bei + 12° C. 2,1″ (nach Engelmann im Mittel 0,2″). Es sind dies Zeitwerthe, welche ziemlich genau der Contractionsdauer des Herzmuskels entsprechen. Wie man leicht sieht, steht diese Thatsache in vollkommener Uebereinstimmung mit der (Hermann'schen) Theorie, der zu Folge ein Muskelpunkt so lange negativ bleiben muss, als der Erregungs- (bezw. Contractions-) Vorgang dauert. Man darf demnach erwarten, dass die Oberfläche des Ventrikels während der Dauer der systolischen Contraction isoelektrisch sein wird,

wie es thatsächlich nach den Versuchen von B.-Sanderson und Page der Fall ist. Nehmen wir an, es sei in beistehender Fig. 127 *a* *x* die gereizte Stelle, *f* und *m* die beiden abgeleiteten Ventrikelpunkte, so erfolgt nach jeder Reizung eine sehr rasch verlaufende (nur wenige Hundertel einer Sekunde betragende) elektrische Schwankung im Sinne eines vom Reizorte weggerichteten Stromes, die von einer längeren (1—2″) Periode gefolgt ist, während deren die Bussole keinen Strom anzeigt; darauf folgt eine entgegengesetzte Phase der Ablenkung (positive Schwankung), welche viel schwächer ist und länger dauert, als die anfängliche „negative" Schwankung. Das Intervall, welches beide Phasen trennt, entspricht genau der Dauer der Ventrikelcontraction, so dass der eine (negative) phasische Actionsstrom den Beginn, der andere (positive) das Ende der Erregung (Contraction) des Muskels markirt. Offenbar entspricht die erste Phase des Actionsstromes der (sehr kurzen) Zeit, während welcher die Negativitätswelle sich bereits an der dem Reizorte zunächst-



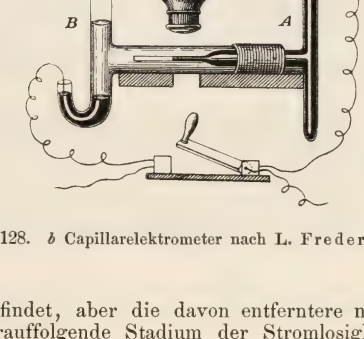


Fig. 128. *b* Capillarelektrometer nach L. Fredericq.

gelegenen Ableitungsstelle befindet, aber die davon entferntere noch nicht erreicht hat. Das darauffolgende Stadium der Stromlosigkeit (und scheinbarer Ruhe) entspricht der Periode, während welcher beide abgeleiteten Stellen sich im Maximum der Negativität (Erregung) befinden. Die positive Phase am Ende entspricht dem Zeitmomente, wo die Negativität an der dem Reizorte zunächstgelegenen Ableitungsstelle bereits abnimmt, an der davon entfernteren aber noch ungeschwächt fortdauert.

Figur 127 *b* giebt eine graphische Darstellung des zeitlichen Verlaufs der Reizwelle im Ventrikel des Froschherzens. So leicht es ist, mit Hülfe der modernen, empfindlichen Galvanometer, die von der durch die spontane oder durch künstliche Reizung bewirkten rhythmischen Thätigkeit des Herzens erzeugten Spannungsdifferenzen nachzuweisen, so bietet doch eine andere, in neuester Zeit vielbenützte Methode der Untersuchung noch wesentliche Vorzüge. Es ist dies die Untersuchung mit dem Capillarelektrometer. Dieses bereits vor längerer Zeit von Lippmann angegebene, aber erst viel später von Physiologen benützte Instrument besteht im Wesentlichen aus einem in eine feine Capillare ausgezogenen Glasrohr (Fig. 128 *a* und

b, *A*), dessen offene Spitze in ein mit verdünnter Schwefelsäure gefülltes Gefäss (*B*) taucht; auf dem Boden dieses letzteren wie in dem Capillarrohr selbst befindet sich Quecksilber. Der Stand des Meniscus im Capillarrohr wird mit dem Mikroskop beobachtet. Tritt ein Strom in der einen oder andern Richtung in die Capillare ein, so erfolgt durch Oberflächenpolarisation eine Veränderung der Capillaritätsconstante und dementsprechend eine Verschiebung des Quecksilbermeniscus. Selbst ausserordentlich schnellen Schwankungen des Stromes vermag die Quecksilberkuppe in der Capillare noch zu folgen; ganz besonders aber erscheint das Instrument geeignet, die Actionsströme des Herzens zu untersuchen.

Marey (37) benützte dieses Instrument zuerst zu dem Zwecke, die elektrische Phänomene, welche die Systole des Herzens begleiten, festzustellen. Er fand, dass bei Ableitung vom Ventrikel des Frosches oder irgend eines anderen Thieres das Elektrometer bei jeder Systole eine einfache Oscillation zeigt. Wenn man das ganze Herz mit demselben in Verbindung bringt, so sieht man zwei Oscillationen der Quecksilbersäule. Die eine bezieht Marey auf die Systole der

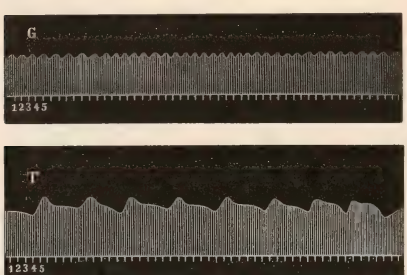
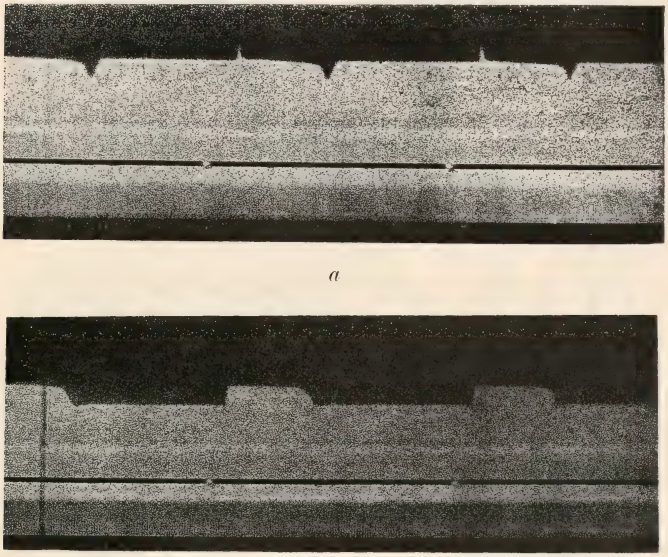


Fig. 129. Photographische Darstellung der Actionsströme des Herzens *a* vom Frosch, *b* von der Schildkröte. Die Zeitmarken entsprechen Sekunden. (Nach Marey.)

Vorhöfe, die andere auf die des Ventrikels. Es gelang Marey auch, diese Bewegungen zu fixiren, indem er das Bild der Quecksilberkuppe auf einer sehr lichtempfindlichen und mit gleichmässiger Geschwindigkeit bewegten Platte photographirte. Marey schliesst aus diesen Versuchen, dass mit jeder Systole nur eine einfache Stromesschwankung ablaufe (Fig. 129 *a* und *b*). B. Sanderson und Page haben sich dieses Hülfsmittels bedient, um ihre Rheotomversuche zu controlliren und zu ergänzen. In der That stellte sich nun eine weitgehende Uebereinstimmung der auf Grund der Rheotomversuche „theoretisch construirten" Schwankungscurve des an einer Stelle gereizten Ventrikels des Froschherzens mit jener heraus, welche die Quecksilbersäule des Capillarelektrometers auf das lichtempfindliche Papier zeichnete. Dies ergiebt sich unmittelbar aus der Vergleichung der beiden Figg. 127 *b* und 130 *a*. Man erkennt an dem Photogramm, dass der erste „phasische Actionsstrom" der Erregung nach einem sehr kurzen Intervall folgt, indem die Herzspitze sehr rasch und für äusserst kurze Zeit sich positiv zur Basis des Ventrikels verhält, worauf ein längeres Intervall folgt, während dessen das Elektrometer keine Ablenkung zeigt; daran

schliesst sich unmittelbar die etwas längere zweite (positive) Phase des Actionsstromes, wobei die Spitze negativ zur Basis sich verhält. Bei Verletzung des Ventrikels an einer der beiden Ableitungsstellen fällt natürlich die eine Phase weg, die Schwankung wird monophasisch (Fig. 130 *b*) und rein negativ. Aehnliche Photographien vom spontan schlagenden Herzen sind auch noch von andern Forschern veröffentlicht worden, und es möge hier noch eine solche Figur von Waller mitgetheilt sein, die auf den ersten Blick sehr verschieden, doch im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Sanderson und



a

b

Fig. 130. *a* Photographische Darstellung der Actionsströme des Froschherzens bei künstlicher Reizung (wie in Fig. 127 *a*). Die Unterbrechungen der dunklen Linie markiren die Reizmomente. *b* Photographische Darstellung des Actionsstromes nach Verletzung der Spitze des Ventrikels. Die Schwankung wird dadurch monophasisch. (Nach Burdon-Sanderson und Page.)

Page übereinstimmt (Fig. 131). Es handelt sich dabei um eine gleichzeitige Verzeichnung der Contractionscurve *h h* und der durch den Actionsstrom des spontan schlagenden Froschventrikels bedingten Ausschläge des Capillarelektrometers *e e*. Man sieht, dass die erste Phase des Actionsstromes merklich früher beginnt, als die Contraction, dass das Maximum der Spannungsdifferenz zwischen Basis und Spitze entsprechend Negativität der ersteren (Herabgehen der Hg-Kuppe) lange vor dem Maximum der Contraction erreicht wird, worauf dann als zweite Phase ein umgekehrter Strom entsteht, indem die Spitze negativ gegen die Basis wird. In Fig. 131 bezeichnet *t* die Zeit in

$^1/_{20}$ Sekunden. Das Capillarelektrometer war mit der Basis und Spitze der Herzkammer so verbunden, dass sein Ausschlag nach unten gerichtet war, wenn die Basis negativ elektrisch gegen die Spitze ist.

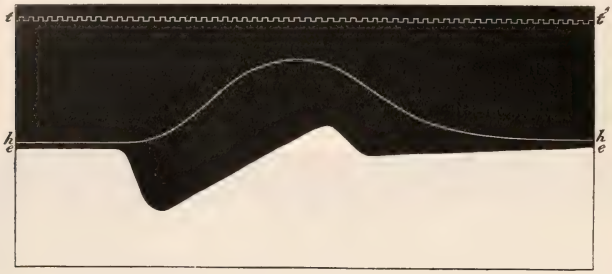


Fig. 131.

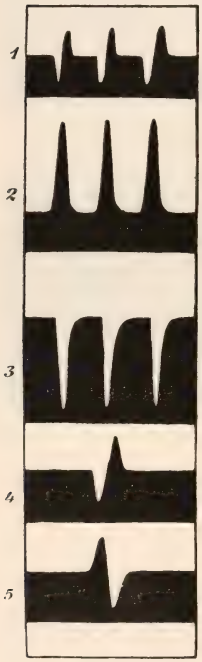


Fig. 132.

Fig. 131. Zuckungscurve (*h*) und Actionsstrom (*e*) des spontan schlagenden Froschherzens. (Nach Waller.)

Fig. 132. Photographische Darstellung der Actionsströme des Säugethierherzens mit dem Capillarelektrometer untersucht. *1* Spontaner Herzschlag; die erste Phase entspricht Negativität der Spitze gegen die Basis, die zweite dem umgekehrten Verhalten. *2* Nach Verletzung der Spitze des Ventrikels. *3* Nach Verletzung der Basis des Ventrikels. *4* Reizerfolg bei künstlicher Erregung der Spitze. *5* Reizerfolg bei künstlicher Erregung der Basis. (Nach A. D. Waller.)

Ganz analog wie das Froschherz verhält sich auch das Schildkrötenherz und nach den Untersuchungen von August Waller und Reid (39) das Herz der Warmblüter (Säugethiere). Bei künstlicher Reizung des ausgeschnittenen, bereits zur

Ruhe gelangten Ventrikels verhält sich dann wieder von den zwei Ableitungsstellen die dem Reizorte näher gelegene zunächst negativ und unmittelbar darauf positiv zu der entfernteren, und es entsteht daher gerade wie beim Froschherzen unter gleichen Verhältnissen eine doppelsinnige Schwankung in Folge der beiden phasischen Actionsströme. In Folge der wesentlich grösseren Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Herzen der Warmblüter und der Kürze der Contractionsdauer gehen jedoch die beiden Phasen ähnlich wie beim quergestreiften Skeletmuskel unmittelbar in einander über.

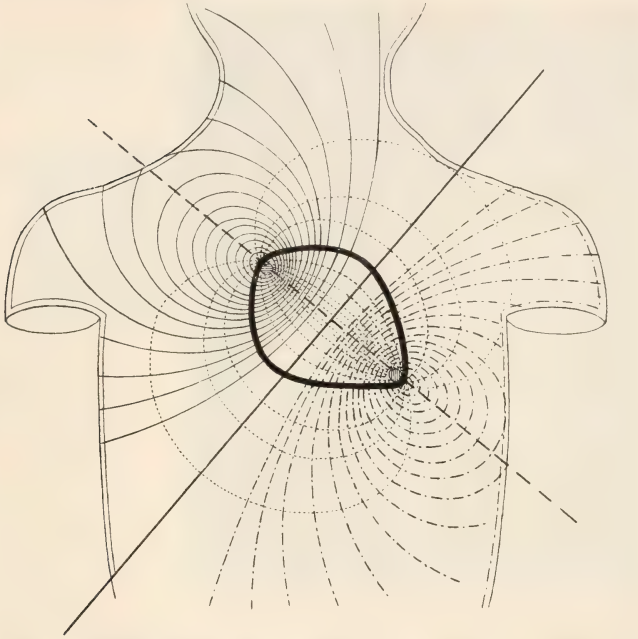


Fig. 133. Schematische Darstellung der durch die Actionsströme des menschlichen Herzens bedingten Spannungsvertheilung (Stromcurven). (Nach A. D. Waller.)

Fig. 132, welche Photogramme der Ausschläge des Capillarelektrometers von einem normal schlagenden und einem künstlich gereizten Säugethierherzen darstellt, lässt deutlich erkennen, dass jeder Phase eine einfache Schwankung im Sinne einer einzelnen Erregungswelle entspricht. Auch bei der spontanen Thätigkeit des Säugethierherzens lässt das Capillarelektrometer bei Ableitung von zwei Punkten des Ventrikels (Basis und Spitze) normaler Weise eine doppelsinnige Schwankung erkennen. Während aber in diesem Falle beim Froschherzen stets zuerst die Basis negativ wird, entsprechend der unveränderlich von der Basis zur Spitze fortschreitenden Reiz- bezw.

Contractionswelle, scheint dieses zwar auch beim Warmblüterherzen die Regel zu sein, wie besonders neuere Versuche von Bayliss und Starling (40) zeigen, doch kommen angeblich Ausnahmen vor, indem entweder umgekehrt die Spitze früher negativ wird als die Basis, ein Verhalten, das Waller (l. c.) für das normale hielt, oder überhaupt nur eine einsinnige Schwankung auftritt. In diesem letztereu Falle dürfte es sich wohl meist um eine Schädigung der einen Ableitungsstelle durch Verletzung etc. handeln. Bayliss und Starling (l. c.) geben an, dass es gelingt, willkürlich durch ungleichmässige Erwärmung bezw. Abkühlung des Ventrikels am spontan schlagenden Hunde-

Fig. 134. Schema der durch die Actionsströme des Herzens bedingten Spannungsvertheilung an der Körperoberfläche beim Menschen und beim Hunde. Die dunkler gehaltenen Partieen entsprechen Ableitung von der Herzspitze, die helleren Ableitung von der Basis.
(Nach A. D. Waller.)

herzen die Richtung der beiden zusammengehörigen phasischen Actionsströme umzukehren. Es genügte hierzu schon Erwärmung bezw. Abkühlung der Inspirationsluft.

Mittels des Capillarelektrometers gelingt es, die phasischen Actionsströme des Herzens auch am unversehrten Körper eines Thieres oder des Menschen nachzuweisen, indem man entweder bei Thieren zwei dünne Nadelelektroden durch die Brustwandung in den Ventrikel stösst und diese mit dem Capillarelektrometer verbindet oder von verschiedenen Punkten der Körperoberfläche ableitet (41). Ableitung vom Munde entspricht in diesem Falle der Ableitung von der Basis, Ableitung vom Rectum oder einer Hinter- (Unter-) Extremität der Ableitung von der Spitze des Herzens. Ausserdem erwiesen sich noch folgende Combinationen von Ableitungsstellen als günstig (beim Menschen) (vergl. Figg. 133 und 134):

linke Hand und rechte Hand
rechte Hand und linker Fuss
Mund und linke Hand
„ und rechter Fuss
„ und linker Fuss
} Fig. 134.

Ungünstig verhielten sich:

linke Hand und linker Fuss
„ „ und rechter „
rechter Fuss und linker „
Mund und rechte Hand.

Diese Thatsachen erklären sich aus dem Verlauf der (den Actionsströmen des Herzens entsprechenden) Strömungs- bezw. Spannungscurven im Körper. Bei Säugethieren bedingt die annähernd mediane Lage des Herzens keine so auffallende Assymetrie in der Vertheilung

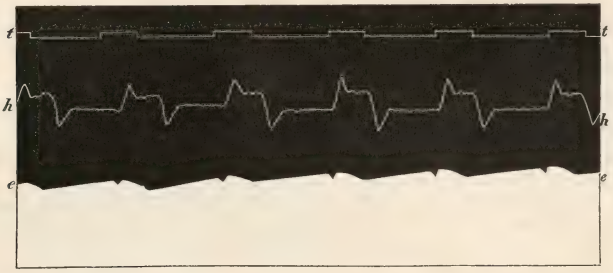


Fig. 135. Gleichzeitige Darstellung des Cardiogramms (*h h*) und der Actionsströme des Herzens vom Menschen (*e e*) mittels des Capillarelektrometers. (Nach A. D. Waller.)

der Spannungsdifferenzen, welche durch die Thätigkeit des Herzmuskels bedingt sind. Stets handelt es sich auch bei diesen Versuchen um doppelsinnige oder gar dreiphasische Ausschläge (Fig. 135), und zwar würde nach Waller's ersten Beobachtungen stets die Herzspitze zuerst negativ, entsprechend einem basalwärts gerichteten Verlauf der Reizwelle.

Die ausserordentliche Empfindlichkeit des Capillarelektrometers und besonders die Schnelligkeit seiner Reaction ermöglichen es nun auch, mit Hülfe desselben die Actionsströme des quergestreiften Skeletmuskels bei tetanisirender Reizung direct sichtbar zu machen. Verbindet man das Capillarelektrometer mit der secundären Spirale eines Inductionsapparates, so erzeugt natürlich jede Unterbrechung oder Schliessung des primären Kreises eine deutlich sichtbare Verschiebung des Meniscus in der Capillare (bei entsprechendem Rollenabstand). Bei schwingendem Neff'schen Hammer verschmelzen die einzelnen Oscillationen für das Auge zu einem grauen Saume, der bei geringer Stromstärke das vorher scharfe Bild der Hg-Kuppe wie verwaschen erscheinen lässt und bei grösserer Stromstärke in messbarer Höhe auf dasselbe sich aufsetzt. Bei Anwendung eines entsprechend rasch unterbrochenen Kettenstromes von gleichbleibender

Richtung erleidet der Meniscus ausserdem eine Gesammtverschiebung in der Richtung des Stromes. Diese sowohl wie die Oscillationen werden um so kleiner, je grösser die Zahl der Unterbrechungen ist — und umgekehrt. Um bei hohen Frequenzen neben der Gesammtverschiebung den grauen Saum erscheinen zu sehen, bedarf es einer viel grösseren Stromstärke, als bei geringer Zahl der Unterbrechungen (Martius, 42). Dies ist für die Beurtheilung der mit dem Instrument gemachten Beobachtungen wesentlich, denn es kann ein von elektromotorischen Wirkungen begleiteter physiologischer Vorgang im Capillarelektrometer sich nur durch eine Gesammtverschiebung ohne Oscillationen anzeigen, obschon es sich um unstetige Stromesschwankungen handelt, die nur deswegen am Meniscus nicht sichtbar werden, weil entweder für die vorhandene elektromotorische Kraft die Frequenz der Oscillationen zu gross oder in Anbetracht der Frequenz die elektromotorische Kraft zu gering ist. Um nun die raschen Oscillationen des Meniscus sichtbar zu machen, giebt es zwei Wege; einmal könnte man daran denken, die Schwingungen auf einer entsprechend rasch bewegten lichtempfindlichen Platte zu photographiren, was bei dem gegenwärtigen Stande der Momentphotographie keinen unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnen dürfte. Leider wurde eine planmässige Untersuchung der Actionsströme der Skeletmuskeln nach dieser Methode bisher nicht unternommen. Andererseits kann man Form und Verlauf der Bewegung des Meniscus durch Anwendung der stroboskopischen Methode direct (verlangsamt) sichtbar machen. Martius (l. c. p. 590 ff.) befestigte an die Spitze des Schreibhebels eines sehr beweglichen elektromagnetischen Schreibapparates (Pfeil's Chronograph) an Stelle der Schreibspitze ein viereckiges Papierblättchen von 1 qcm Grösse. Schaltet man diesen Apparat in den Unterbrecherkreis ein, so schwingt der Schreibhebel in der Periode der unterbrechenden Feder mit. Das Papierblättchen zeigt dann bei genügender Frequenz an seinem oberen und unteren Rande einen breiten, grauen Saum, während das Blättchen selbst in Ruhe zu verharren scheint. Betrachtet man nun den oscillirenden Meniscus des Capillarelektrometers durch den unteren oder oberen grauen Saum, so verschwinden die Oscillationen des Meniscus und derselbe erscheint ganz scharf und unbeweglich, wenn er und das Blättchen in derselben Periode schwingen. Da nun die Oscillationen beider durch denselben Unterbrecher hervorgerufen werden, so ist bewiesen, dass das Quecksilber keine eigene Schwingungsperiode hat, sondern genau den Oscillationen des Unterbrechers folgt, wenn (bis zu 100 pro Sekunde) bei jeder Frequenz der letzteren die vorher sichtbaren Schwingungen, resp. der graue Saum des Meniscus durch das Stroboskop für das Auge ausgelöscht werden können. Es ist klar, dass man mit Hülfe dieser Methode leicht die unbekannte Frequenz periodischer Stromesschwankungen, die durch die Oscillationen des Meniscus sich anzeigen, objectiv genau bestimmen kann, wenn man zwei Unterbrecher anwendet, deren einer mit dem Capillarelektrometer, der andere mit dem Stroboskop zu je einem gesonderten Kreise geschlossen ist. Stimmen die Schwingungsperioden der beiden Unterbrecherfedern genau überein, so werden die Oscillationen des Meniscus ausgelöscht. Differiren sie, so treten Interferenzen ein, aus denen die Grösse der Schwingungsdifferenz beider Federn sich leicht berechnen lässt

(Martius l. c. p. 591). Sei beispielsweise die Schwingungszahl der Stroboskopfeder bekannt und betrage sie 18 in der Sekunde. Beobachtet man nun anstatt der frequenten, ohne Hülfsmittel unzählbaren Oscillationen des Meniscus durch den Saum des Stroboskops nur zwei regelmässige Schwankungen des Meniscus in der Sekunde, so folgt daraus, dass die beiden Unterbrecherfedern um zwei Schwingungen differiren. Zur Prüfung der physiologischen Anwendbarkeit der Methode leitete Martius (l. c. p. 592) vom Querschnitt und Längsschnitt des Gastrocnemius vom Frosche mittels unpolarisirbarer Elektroden zum Capillarelektrometer ab und compensirte den Ruhestrom. Bei Reizung des Ischiadicus mit 18 Oeffnungsinductschlägen in der Sekunde gerieth der Meniscus in sehr regelmässige, deutliche Oscillationen; wurde dann das Stroboskop in den primären Kreis des Inductionsapparates eingeschaltet, so dass das Blättchen synchron mit der Anzahl der Reize vibrirte, so wurden die Oscillationen des Meniscus

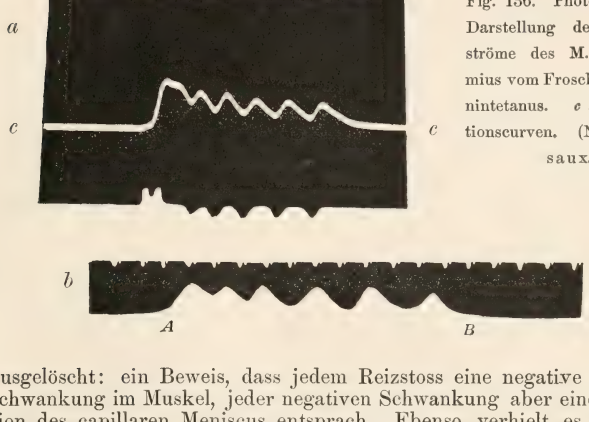


Fig. 136. Photographische Darstellung der Actionsströme des M. gastrocnemius vom Frosch im Strychnintetanus. *c c* Contractionscurven. (Nach Delsaux.)

ausgelöscht: ein Beweis, dass jedem Reizstoss eine negative Stromesschwankung im Muskel, jeder negativen Schwankung aber eine Oscillation des capillaren Meniscus entsprach. Ebenso verhielt es sich bei einer Reizfrequenz von 30 pro Sekunde. Versuche, auf dieselbe Weise den Strychnintetanus, den Krampf bei elektrischer Rückenmarkreizung, sowie die willkürlichen und Reflexbewegungen des Frosches zu analysiren, sind leider in ausgedehnterer Weise bisher nicht angestellt worden. Die Angaben von Lovèn (43), welcher bei Frosch und Kröte die willkürliche Muskelcontraction mittels des Capillarelektrometers zu analysiren versuchte und dabei zu sehr auffallenden Ergebnissen gelangte, sind neuerdings auch von Kries bestätigt worden.

Lovèn glaubt sich überzeugt zu haben, dass sowohl die dauernde willkürliche Zusammenziehung der Krötenmuskeln, wie auch der Strychninkrampf dieses Thieres, wie des Frosches, von sehr ausgesprochenen und ziemlich regelmässigen Stromesschwankungen begleitet sind. Die Zahl derselben war auffallend gering (etwa 8 in der Sekunde). Dass so seltene Einzelzuckungen zu einer scheinbar

stetigen Contraction sollten verschmelzen können, ist um so bemerkenswerther, als bekanntlich 20 Reize und mehr in der Sekunde erforderlich sind, um beim Frosch auf elektrischem Wege einen vollkommenen Tetanus zu erzeugen und nach v. Limbeck's Untersuchungen selbst noch 34 Reize, auf das Rückenmark wirkend, auf den Muskel übertragen werden. Lovèn sieht sich daher zu der Annahme gezwungen, dass die durch den Willen beherrschten Einzelzuckungen viel langsamer verlaufen, als die elektrisch ausgelösten. Mit diesen Beobachtungen stehen auch die Angaben von Delsaux (44) in Uebereinstimmung, welcher, wie die beistehenden Figuren (Fig. 136 *a* und *b*) zeigen, mittels des Capillarelektrometers im Strychnintetanus nur etwa 5 Oscillationen in der Sekunde am Gastrocnemius des Frosches beobachtete. Bei gleichzeitiger Verzeichnung der Gestaltveränderungen und der elektrischen Schwankungen des Muskels zeigte sich eine vollkommene Uebereinstimmung beider.

Da das Telephon sich ähnlich wie das Capillarelektrometer durch eine ausserordentliche Empfindlichkeit für kurzdauernde Ströme (Stromschwankungen) auszeichnet, so lag die Anwendung desselben zum Nachweis der Actionsströme der Muskeln nahe. Hermann (45) prüfte das Telephon zuerst daraufhin, konnte aber nichts von Actionsströmen hören. Dagegen gelangten Bernstein und Schoenlein 1881 (46) zu positiven Ergebnissen mit dem Siemens'schen Telephon. Wurden gleichzeitig 4—6 Froschgastrocnemien in wirksamer Anordnung auf unpolarisirbare Elektroden (Bäusche) gelegt und deren Nerven gemeinsam und gleichzeitig gereizt, so hörte man ein „deutliches Knattern" im Telephon, das bei anhaltender Reizung an Deutlichkeit abnahm. Weitere Untersuchungen wurden an Kaninchen angestellt. Die Wadenmuskeln wurden entweder blossgelegt und mittels unpolarisirbarer Elektroden mit dem Telephon verbunden, oder es wurden einfach Metallnadeln durch die Haut in den Muskel eingestochen und von diesen zum Telephon abgeleitet (Bernstein 47). In beiden Fällen erhält man gut wahrnehmbare Töne, wenn der vorher durchschnittene N. ischiadicus tetanisirt wird. Es wurde bei Erregung mit dem akustischen Stromunterbrecher gefunden, dass die Zahl der Reize 700 in der Sekunde erreichen kann, wobei im Telephon der dem Unterbrecher entsprechende Ton mit musikalischer Reinheit zu hören war. Jeder in ein zweites Telephon (Reiztelephon für den Ischiadicus) hineingesungene Ton war deutlich vom Muskeltelephon wahrzunehmen mit der der Stimme charakteristischen Klangfarbe. Auch nach Strychninvergiftung vernahm man im Telephon beim Ausbruch der Krämpfe mit Deutlichkeit einen tiefen, singenden Ton.

Später gelang es Wedenski (48), auch die Actionsströme eines einzelnen Gastrocnemius vom Frosch bei erhaltener Circulation und Ableitung mittels zweier Stecknadeln zum Telephon zu hören, und zwar sowohl bei künstlichem, elektrischen Tetanus, wie auch bei willkürlicher Contraction und bei chemischer Reizung des Nerven.

Hesselbach, welcher unter Bernstein's Leitung arbeitete, zeigte, dass auch schon bei einer einfachen, durch einen einzelnen Inductionsschlag ausgelösten Zuckung ein telephonisch nachweisbarer Schall entsteht, was mit Rücksicht auf die Entstehung des ersten Herztones und der Natur der systolischen Contraction von Wichtigkeit ist. Zur Ausschliessung jedes Reflexes und der willkürlichen Bewegung war der Ischiadicus bei dem Kaninchen am Oberschenkel

durchschnitten; durch zwei nadelförmige, in den Wadenmuskel eingestochene Elektroden wurden einzelne Inductionsschläge zugeführt. Man hört dann mit dem Stethoskop bei jeder Zuckung einen deutlichen, momentanen, dumpfen Schall, und es war dies auch dann noch der Fall, wenn durch Eingypsen der Extremität jede Formänderung und Verschiebung des Muskels ausgeschlossen wurde. Von dem mit dem Ohre direct vom Muskel gehörten „mechanischen Zuckungsschall" ist der durch die begleitende Stromesschwankung erzeugte „elektrische Zuckungsschall" zu unterscheiden, der übrigens nach Bernstein mit jenem zeitlich zusammenfällt. Bernstein folgert daraus, dass wir bei der Wahrnehmung der Muskelgeräusche oder -Töne keineswegs die Zuckungs- oder Contractionsvorgänge hören, sondern denjenigen Molekularprocess, dessen elektrischer Ausdruck die Actionsströme sind, wobei allerdings vorausgesetzt wird, dass die elektrische Schwankung der Contraction als Ganzes vorauseilt, was nach früheren Auseinandersetzungen mit Grund bezweifelt werden darf.

Es wurde schon früher bemerkt, dass zwar jeder contrahirte Muskel als im Zustand der Erregung befindlich angesehen werden muss, dass aber nicht umgekehrt die Erregung immer auch von entsprechenden Gestaltveränderungen begleitet sein muss. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch nicht unmöglich, dass elektrische Wirkungen unter Umständen ohne begleitende Contractionserscheinungen auftreten. Dass dies bei passiver Verhinderung der Muskelverkürzung der Fall ist, ist ja längst bekannt, und auch am Vorhof des Herzens verhindert, wie Fano und Fayod (49) zeigten, Spannung bis zur Unbeweglichkeit keineswegs die Entstehung rhythmischer Actionsströme, und ebensowenig ist dies der Fall während des systolischen Stillstandes nach Digitalinvergiftung. Hierher gehört vielleicht auch die Beobachtung von Kühne (50), wonach mit NH_3-Dämpfen behandelte und bis zur stärksten Verkürzung gebrachte Muskeln hinterher häufig sehr auffallende secundäre Wirkungen liefern, wenn sie auch selbst gar keine erkennbaren Bewegungen mehr ausführen. Es geschieht dies während des Anlegens eines neuen Querschnittes, wobei man den Eindruck empfängt, als ob noch sehr wirksame Erregungswellen im Muskel abliefen, ohne von Contractionswellen gefolgt zu sein. Aehnliche Beobachtungen habe ich selbst an dem Schliessmuskel der Krebsscheere gemacht, worauf unten noch näher einzugehen sein wird.

Beachtenswerth ist die Bemerkung von Fano und Fayod, dass der „elektrische Puls" des Vorhofs des Schildkrötenherzens bei Immobilisiren durch Spannung an Stärke sogar zunehmen kann; man wird hierbei sofort an den so wesentlichen Einfluss erinnert, welchen die Spannung auf die gesammten Umsetzungen im Muskel besitzt, was sich bekanntlich sowohl in Bezug auf die mechanischen Leistungen, wie auch in Bezug auf das thermische Verhalten in so auffallender Weise äussert. Hierher gehört wohl auch der fördernde Einfluss der Spannung gewöhnlicher quergestreifter Stammesmuskeln auf deren secundäre Wirksamkeit (51). Meissner und Cohn hatten bereits beobachtet, dass bei indirecter Muskelreizung die Grösse der secundären, reizenden Wirkung zunimmt, wenn der primäre Muskel im ausgedehnten Zustand in Tetanus versetzt wird; auch für Einzelzuckungen lässt sich dies leicht nachweisen, wenn man Mus-

keln benützt, deren Erregbarkeit merklich abgenommen hat. Es ist dies wesentlich, weil erfahrungsgemäss bei hoher Erregbarkeit des primären Präparates die secundäre Zuckung schon bei geringer Reizstärke maximale Werthe erreicht. In einem gewissen Stadium der Erschöpfung, wie insbesondere nach längerer Erwärmung, verlieren erfahrungsgemäss Muskeln (Gastrocnemius von Rana temporaria) vollständig die Fähigkeit, unbelastet secundäre Zuckungen auszulösen, obschon selbst schwache Reizung vom Nerven aus noch kräftige primäre Zuckungen bewirkt; selbst bei stärkerer Reizung und Anwendung höchst empfindlicher secundärer Präparate bleibt dann jede Wirkung auf die letzteren aus. In jedem solchen Falle wird nun ausnahmslos die secundäre Wirksamkeit des primären Warmmuskels durch Belastung oder in anderer Weise bewirkte Dehnung sofort wieder hergestellt, um momentan wieder zu schwinden, sobald diese beseitigt wird. Bis zu einer gewissen Grenze wächst die Grösse der secundären Zuckung mit der Stärke der Belastung, doch wird sie sehr rasch maximal, und es lässt sich daher ohne Weiteres nicht entscheiden, ob die Momente, welche während der Dehnung die secundäre Wirksamkeit in so hohem Grade befördern, auch weiterhin bei immer zunehmender Belastung noch eine Steigerung erfahren. Auch an dem parallelfaserigen Sartorius lässt sich dieser Einfluss der Spannung sehr gut demonstriren. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, dass die secundäre Wirkung eines Muskels auf den anliegenden Nerven eines andern nur durch die direct oder durch Nervenreizung in jenem ausgelösten elektrischen Schwankungswellen zu Stande kommt, so kann es sich bei einer Veränderung der secundären Wirksamkeit im positiven Sinne nur um zwei verschiedene Möglichkeiten handeln: entweder es werden die Bedingungen für Abgleichung der vorhandenen Spannungsdifferenzen durch den anliegenden Nerven günstiger, oder es ändert sich die Grösse, Form und Geschwindigkeit des Ablaufes der Wellen in einer die Erregung des ersteren begünstigenden Weise. Dass die ersterwähnte Möglichkeit für die hier vorliegenden Fälle nicht in Betracht kommt, dürfte schon daraus zu schliessen sein, dass die Versuche ebenso gut bei Anwendung regelmässig gebauter Muskeln gelingen, wie mit dem gewöhnlichen Nerv-Muskelpräparat. Zudem kann man durch Veränderung der Lage des secundären Nerven auf der Oberfläche des primären Muskels die äusseren Bedingungen für Auslösung secundärer Zuckungen während der Dehnung so ungünstig als möglich gestalten, sei es, dass man denselben nur in kurzer Ausdehnung den Muskel berühren lässt oder ihn quer oder ringförmig anlegt, ohne in der Mehrzahl der Fälle den Erfolg zu beeinträchtigen. Es dürfte daher lediglich die andere Möglichkeit in Betracht zu ziehen sein, und käme es darauf an, Grösse, Form und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Schwankungswelle im ungedehnten und gedehnten Muskel vergleichend zu untersuchen. Heidenhain hat bekanntlich zuerst gezeigt, dass der als Wärme erscheinende Antheil der bei Contraction sich entwickelnden lebendigen Kräfte in höchst auffälliger Weise von der Spannung des Muskels abhängt, derart, dass bis zu einer gewissen Grenze die Wärmebildung mit der Belastung wächst. Es erscheint daher der Gedanke naheliegend, dass durch die Spannung auch jener Theil der Kräftesumme, welcher als Elektricität in Form der die Erregung begleitenden Actionsströme erscheint, in gleichem Sinne beeinflusst wird. Die Versuche von Lamansky

(Pflügers Arch. III. p. 193), welcher eine Zunahme der negativen Schwankung am Gastrocnemius bei wachsender Belastung beobachtete, würden diese Annahme zu unterstützen geeignet sein, wenn nicht die ausschliessliche Benützung des unregelmässig gebauten Gastrocnemius Bedenken aufkommen liesse, auf welche bereits Du Bois-Reymond aufmerksam machte.

Wenn die angedeutete Auffassung richtig ist, so darf man erwarten, dass auch noch andere Momente, durch welche erfahrungsgemäss die Leistungsfähigkeit des Muskels gesteigert wird, dessen secundäre Wirksamkeit erhöhen. Es wurde früher des günstigen Einflusses gedacht, welchen unter Umständen wiederholte Reizung bei gleichbleibender Intensität auf die mechanische Leistungsfähigkeit des Herzens und der Skeletmuskeln besitzt, indem es im Beginn einer Zuckungsreihe zur Bildung einer „Treppe“ kommt. Es scheint nun, dass auch die elektromotorischen Wirkungen unter gleichen Umständen bisweilen eine erhebliche Steigerung erfahren. Verwendet man als primäres Präparat gut erregbare Gastrocnemien von Kaltfröschen, so sieht man, gleichgültig, ob dieselben belastet werden oder unbelastet bleiben, bei langsamer rhythmischer Reizung durch Schliessen und Oeffnen des primären Kreises eines Inductionsapparates eine mehr oder minder gedrängte Reihe von Zuckungen entstehen, deren jede auch von einer secundären Zuckung gefolgt ist, so dass der Beginn der Reihe der primären Zuckungen mit dem der secundären Zuckungsreihe zeitlich zusammenfällt. Summiren sich schliesslich bei beschleunigter Reizfolge die primären Zuckungen zu einem ruhigen, gleichmässigen Tetanus, so ist in der Regel das Gleiche auch bei dem secundären Präparat der Fall. Der primäre Tetanus löst einen zeitlich mit ihm zusammenfallenden secundären aus. Wesentlich verschieden verhält sich dies, wenn man sich eines Warmmuskels als primären Präparates bedient, der im ungedehnten Zustande auch bei stärkster Reizung keine secundären Einzelzuckungen auszulösen vermag. Es hängt dann, abgesehen von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates, lediglich von der Grösse der die einzelnen Reizmomente von einander trennenden Zeitintervalle ab, ob die secundäre Unwirksamkeit des Muskels auch während der ganzen Dauer des unvollkommenen Tetanisirens bestehen bleibt oder nicht.

In der Regel beginnt, während der stromprüfende Nerv unverändert der Oberfläche des primären Muskels anliegt, dieser letztere je nach Umständen nach einer kürzeren oder längeren Reihe wirkungsloser Zuckungen das secundäre Präparat zu erregen. Die Zuckungen desselben, Anfangs klein, nehmen rasch an Grösse zu und können in der Folge die des primären Präparates um ein Vielfaches übertreffen.

Da die Contractionen eines Warmmuskels in einem gewissen Stadium der Ermüdung gedehnter verlaufen, wobei insbesondere die Wiederverlängerung eine immer grössere Zeit in Anspruch nimmt, so kann es geschehen, dass selbst bei nur mässig rascher Aufeinanderfolge der Einzelreize die Zuckungen des unbelasteten primären Präparates zu fast stetigem Tetanus verschmelzen, während mächtige und völlig gesonderte secundäre Zuckungen allein die jedem Reizanstosse entsprechenden inneren Veränderungen des Muskels erkennen lassen, ähnlich wie dies auch bei einem straff ausgespannten Muskel der Fall

ist. Es wurde bereits erwähnt, dass die Zeitdauer, nach welcher der ungespannte Wadenmuskel bei unvollkommenem Tetanisiren secundär wirksam wird, einerseits von dem Grade abhängt, bis zu welchem jener eigenthümliche, durch die Erwärmung herbeigeführte Zustand der Muskelsubstanz entwickelt ist, und andererseits von der Stärke und Zahl der in der Zeiteinheit einander folgenden Reize wesentlich beeinflusst wird. Es lässt sich in dieser Beziehung nur sagen, dass die Verzögerung im Allgemeinen um so grösser zu sein pflegt, je schwächer die Inductionsströme und je grösser die Reizintervalle bei einem gegebenen Erregbarkeitszustande des Muskels sind. Oft beginnt der secundäre Muskel erst nach minutenlanger Reizung des primären zu zucken, zu einer Zeit, wo in Folge von Ermüdung die den einzelnen Reizen entsprechenden Gestaltveränderungen des letzteren bisweilen kaum mehr wahrnehmbar sind. Der nahe liegende Verdacht, dass es sich hierbei lediglich um eine Summationserscheinung im secundären Nerven handelt, lässt sich leicht ausschliessen, wenn man diesen letzteren nicht gleich bei Beginn der Reizung des primären Muskels, sondern erst nach Ablauf einer grösseren oder geringeren Zahl von Erregungen auflegt. Man findet dann ausnahmslos, dass die secundären Zuckungen in voller Stärke sofort bei Berührung des Nerven und des primären Muskels hervortreten, was darauf hinweist, dass das allmähliche Wirksamwerden des letzteren auf Veränderungen beruht, welche durch die wiederholten Erregungen in demselben veranlasst werden.

Wenn es in den beiden vorerwähnten Fällen bis zu einem gewissen Grade wahrscheinlich zu machen ist, dass die Verschiedenheit der secundären Wirkung von Muskel zu Nerv auf einer Verschiedenheit der Intensität der elektrischen Wirkungen des ersteren beruhen dürfte, so scheinen in anderen Fällen Unterschiede im zeitlichen Verlauf und in der Form der elektrischen Schwankungswelle maassgebend zu sein. Hierher gehört wohl vor Allem der so auffallende Unterschied der secundären Wirkung von Muskel zu Nerv, wenn der erstere in verschiedener Weise direct gereizt wird. Im Allgemeinen gelingt es schwerer, secundäre Zuckung auszulösen, wenn der primäre Muskel direct, als wenn er vom Nerven aus gereizt wird; ja Du Bois-Reymond machte seiner Zeit sogar die Angabe, dass man überhaupt keine secundäre Zuckung erhält, wenn man eine Reizwelle in einem Sartorius oder Gracilis erregt, dem das erregbare obere Ende eines Ischiadicus anliegt. Dagegen hat Kühne zuerst gezeigt, dass die durch Berührung des frischen Querschnittes eines curarisirten Sartorius mit einer leitenden Flüssigkeit ausgelöste Zuckung, welche, wie Hering nachwies, elektrischen Ursprungs ist, sich zu secundärer Wirkung höchst geeignet erweist, ein Umstand, der die Thatsache nur noch auffallender erscheinen lässt, dass die directe elektrische Reizung desselben Muskels durch künstlich zugeführte Ströme sich zu gleichem Zwecke äusserst ungeeignet zeigt. Zwar beobachtete Kühne bei Reizung des einen Muskelendes mit einzelnen Inductionsschlägen unzweifelhafte, secundäre Wirkungen, indessen bedurfte es hierzu in allen Fällen so starker Ströme, dass besondere Controllversuche geboten waren, um eine directe Erregung des secundären Nerven durch Stromschleifen auszuschliessen. Lässt man einen Kettenstrom seitlich durch unpolarisirbare Elektroden nahe dem einen oder anderen Ende

des beiderseits mit Knochenstümpfen in Verbindung stehenden M. sartorius vom Frosche zutreten, so erfolgt auch bei stärkster Reizung keine Spur secundärer Wirkung, trotz starker Zuckung des primären Muskels und günstigster Lage des stromprüfenden Nerven, so lange beide (Faden-)Elektroden sich in der Continuität des Muskels befinden, so dass die Stromfäden sowohl an der Ein- wie Austrittsstelle die Muskelfasern in mehr oder weniger schräger Richtung durchsetzen müssen. Es wird an diesem negativen Erfolge auch nichts geändert, wenn der Muskel noch so stark gedehnt wird. Dagegen beobachtet man regelmässig schon bei schwacher Reizung des primären Muskels secundäre Wirkungen von grosser Intensität, wenn der Kettenstrom, gleichgültig, an welchem Ende des Muskels, durch die natürlichen, unversehrten Faserenden austritt (51).

Es genügt, die eine Elektrode (Kathode) mit dem betreffenden Knochenstumpf in Verbindung zu setzen und die andere, den Eintritt des Stromes vermittelnde, direct an den Muskel zu legen. Dem Gesagten zu Folge tritt dann secundäre Zuckung immer nur bei der einen Stromesrichtung ein, während bei Schliessung in der andern Richtung zwar eine starke Zuckung des primären Muskels, aber keine Erregung des secundären Präparates erfolgt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei gleichzeitiger und gleichstarker Erregung sämmtlicher Faserenden auf der einen Seite des M. sartorius, wie sie zu Stande kommt, wenn der Strom in der Längsrichtung der Fasern an dem einen oder andern Ende austritt, die elektrische Schwankungswelle sich wesentlich von der unterscheiden könne, welche bei mehr oder weniger querem Austritt der Stromfäden durch eine dem Muskel seitlich angelegte Elektrode ausgelöst wird. Jedenfalls wird man aber annehmen dürfen, dass die durch Eintauchen eines frischen Querschnittes in leitende Flüssigkeit ausgelöste Reizwelle demselben Umstande ihre besondere Eignung zu secundärer Wirkung verdankt, wie die durch Schliessung eines atterminalen Kettenstromes erzeugte Welle, so dass also die secundäre Unwirksamkeit des direct gereizten Curaremuskels nur eine scheinbare, durch rein äusserliche Umstände herbeigeführte ist.

Mit Rücksicht auf die eben erwähnten Versuchsresultate muss es als auffallend bezeichnet werden, dass die Art der Lagerung des secundären Nerven auf dem primären Muskel für den Erfolg relativ geringen Einfluss zeigt. Handelt es sich, wie nicht zu bezweifeln, um eine elektrische Erregung des Nerven durch den Actionsstrom des primären Muskels, so muss jener nothwendig zwei Punkte verbinden, welche in einem gegebenen Augenblicke eine erhebliche Spannungsdifferenz darbieten. Die günstigste Anlage des secundären Nerven ist augenscheinlich die, wo er in möglichster Ausdehnung auf der unteren Sartoriusfläche parallel der Muskelfaserung aufliegt. Es genügt dann unter Umständen ein ganz dünnes Bündel von Muskelfasern, dessen Durchmesser kaum der Dicke eines Froschischiadicus entspricht, um bei Querschnittsreizung secundäre Zuckung auszulösen. Im Uebrigen giebt es kaum eine Anlagerungsweise, welche bei nur einigermaassen guter Nervenerregbarkeit nicht zu sehr kräftigen secundären Zuckungen des Schenkels genügte. Besonderes Interesse verdient die secundäre Erregung des rechtwinkelig über den Muskel gebrückten Nerven.

Diese Lage wird leicht erzielt, indem man den Ischiadicus des auf einer beweglichen Glasplatte befestigten Schenkels mit dem Plexus sacralis an einen geeignet fixirten Glasstab klebt und ihn nach mässiger Spannung der Innenfläche des hängenden Sartorius anlegt oder diesen einfach darüber hängt. Im letzteren Falle wird die stärkste secundäre Zuckung beobachtet, wenn man dem mit beiden Enden herabhängenden Sartorius auf einmal einen Doppelquerschnitt anlegt oder diesen in bekannter Weise benetzt (Kühne 5); es zeigt sich also, dass die secundäre Wirksamkeit dieses regelmässigsten Muskels, an welchem Du Bois-Reymond's Gesetz des Muskelstromes ungetrübt zur Erscheinung kommt, von der Grösse des Ruhestromes in dem Grade unabhängig ist, dass es an dem vom Querschnitt aus erregten Muskel thatsächlich keine Stellen oder Linien giebt, die secundär unwirksam wären. Noch überraschender als die secundäre Erregung bei querer Lagerung des Nerven auf dem primären Muskel ist die Thatsache, dass auch Anlegen an die Querschnittsfläche des Muskels die secundäre Wirkung nicht ausschliesst, was nach den geläufigen Vorstellungen über die Abhängigkeit der secundären Erregung vom Muskelstrome kaum erwartet werden durfte (Kühne l. c. p. 24 f.), ja man könnte unter diesen Umständen fast Zweifel hegen, ob überhaupt die elektrische Schwankungswelle unmittelbare Ursache der secundären Erregung ist. Kühne selbst (l. c. p. 27—37) hat hierfür einen ganz directen Beweis geliefert, indem er zeigte, dass die mit dem secundären Nerven belegte Stelle nicht in demselben Augenblick wirkt, wo der primäre Reiz den Muskel an einer anderen, entfernteren Stelle trifft, sondern um so viel später, als die Schwankungswelle Zeit braucht, um vom Ursprungsorte an den abgeleiteten zu gelangen. Es wurden die Nerven von zwei Gastrocnemien dem Sartorius in einiger Entfernung von einander angelegt und der letztere von einem Ende aus gereizt. Das Intervall zwischen den Erregungen beider secundärer Nerven war stets deutlich nachweisbar und oft sogar sehr beträchtlich, im Uebrigen aber ungemein wechselnd: Während sich im ungünstigsten Falle der die secundäre Zuckung erregende Vorgang nur mit der Geschwindigkeit von 25 cm in der Sekunde, also äusserst langsam, fortpflanzt, ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in anderen Fällen so gross, dass das angewendete Verfahren (welches Geschwindigkeiten von 2 m in der Sekunde zu messen gestattete) die Bestimmung nicht zuliess. Schon aus den ersten Angaben Bernstein's ging hervor, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Schwankungswelle im Muskel äusserst wechselnd ist und an ausgeschnittenen Muskeln relativ rasch abnimmt. Darf man aus dem Verlauf der Contractionswelle irgend auf den der Schwankungswelle schliessen, so wäre hier an die bekannten, mit dem Auge wegen ihrer Langsamkeit leicht zu verfolgenden Contractionswellen zu erinnern, die man besonders bei Insectenmuskeln, aber auch an dem frischesten Froschmuskel unter Umständen auftreten sieht; (so, wie oben erwähnt, am Sartorius oder Adductor magnus bei mechanischer Reizung mit einer Nadelspitze (Kühne l. c. p. 36 f.) oder bei Anwendung starker Kettenströme als galvanisches Wogen).

In Bezug auf die Frage, welcher Abschnitt der elektrischen Schwankungswelle für die secundäre Erregung der wesentlichste ist, würde man von vornherein geneigt sein, dazu den vordersten, als den

steilsten, für am meisten geeignet zu halten. Jedenfalls ist es, wie aus den erwähnten Thatsachen hervorgeht, ein sehr kurzes Stück der Erregungswelle, welches den angelegten Nerven erregt.

Wie überhaupt zur wirksamen Nervenerregung (insbesondere der elektrischen) eine gewisse Geschwindigkeit des zeitlichen Verlaufes der durch den Reiz gesetzten Veränderungen gehört, so zeigt sich dies auch an der secundären Erregung von Muskel zu Nerv, indem langsam bewegliche Muskeln im Allgemeinen ungeeignet sind zu secundärer Erregung von Froschnerven.

Matteucci hat bereits angegeben, dass er die secundäre Zuckung vermisste, wenn er den Schenkelnerven des Frosches an die bewegten Muskelmassen des Darmes, des Magens oder der Blase anlegte. Kühne bestätigte dies auch am lebhaft beweglichen Ureter des Kaninchens; er vermisste secundäre Wirkung auch an den quergestreiften Muskeln von Hydrophilus und Astacus, bei letzterem auch, wenn die primären Contractionen des Schliessmuskels der Scheeren durch Nervenreizung bewirkt werden; ebenso am Darm der Schleie, der sich da, wo er quergestreifte Muskeln führt, auf elektrische Reizung ziemlich rasch, fast zuckend contrahirt. Secundär völlig unwirksam fand Kühne auch die Muskeln von Emys europaea, und zwar sowohl die blasseren Musculi retrahentes capitis collique wie die rothen der Extremitäten, als er die ersteren durch Ausbohren des Rückenmarkes oder nach dem Ausschneiden an einem Ende direct elektrisch, die letzteren von den Nervenstämmen her reizte. Da die Schildkröte den Kopf ziemlich rasch einziehen kann und ihre Beine, wenigstens bei künstlicher Reizung ihrer Nerven mit Inductionsschlägen, fast zuckend bewegt, muss die secundäre Unwirksamkeit sowohl für Einzelzuckungen wie für Tetanus füglich überraschen. Wie sehr die secundäre Erregung vom Muskel zum (Frosch-)Nerv von der Geschwindigkeit der Schwankungs- (bezw. Contractions-)Welle abhängt, zeigt sich auch sehr schön am Herzen. Während Kühne (l. c.) von dem Ventrikel des schlagenden Schildkrötenherzens nur sehr schwache secundäre Zuckungen erhielt, die bald nach dem Herausnehmen des Herzens, also lange vor aller merklichen Abnahme des Pulsirens, verschwanden, wirkt das kleinere, aber rascher schlagende Froschherz wesentlich besser und das noch viel rascher pulsirende Warmblüterherz bekanntlich sehr kräftig secundär. Von den rothen Schenkelmuskeln des Kaninchens, deren Zuckung viel träger ist als die der weissen, erhielt dagegen Kühne auf Nervenreiz ebenso gut secundäre Zuckung und secundären Tetanus wie von jenen.

J. v. Uexküll (52) fand, dass es unter sonst gleichen Umständen für den Erfolg der secundären Erregung sehr wesentlich ist, an welcher Stelle der primäre Muskel (nicht curarisirter Sartorius) gereizt wird.

„Die gleichzeitige Reizung von Muskelsubstanz und Nerv quer über der Eintrittsstelle des letzteren beim Sartorius ist secundär unwirksam, während durch reine Muskelreizung, sowie reine Nervenreizung unter den gleichen Bedingungen secundäre Effecte erzielt werden." Durch Versuche am M. gracilis zeigte Uexküll, dass der Ausfall der secundären Wirkungen an die Miterregung der Nervenendigungen geknüpft ist. Unter gewissen Voraussetzungen (Annahme

einer Latenzzeit für die Reizübertragung vom Nervenendorgane auf den Muskel und der alleinigen secundären Wirksamkeit des Gipfels der Schwankungscurve des Actionsstromes) liesse sich dann die Erscheinung als ein Interferenzphänomen erklären. Nach Uexküll würde sich dabei der Vorgang in folgender Weise gestalten: „Ein Reiz trifft das Nervenendorgan und die Muskelfaser zugleich, er löst in letzterer sofort eine Actionswelle aus, die den secundären Schenkel in Erregung versetzen würde, wenn nicht das zugleich gereizte Endorgan des Nerven sich einen Moment später auf den Muskel entladen würde. Dadurch kommt keine einfache Actionswelle zu Stande, sondern zwei aneinandergekoppelte Wellen. Diese Koppelwelle wird insofern ungeeigneter sein, secundär zu wirken, weil sie sich in ihrer Form abgeflachter darstellen muss. Dadurch verliert der ganze Vorgang an Plötzlichkeit und somit auch an Fähigkeit, erregend zu wirken."

Durch die vorstehend mitgetheilten Beobachtungen ist der Einfluss, welchen die Intensität sowie Form und zeitlicher Verlauf der elektrischen Schwankungswelle auf die secundäre Erregung von Muskel und Nerv besitzen, zweifellos erwiesen. Es bleibt jetzt noch übrig, den Einfluss der zeitlichen Aufeinanderfolge sich wiederholender Einzelreize auf die secundäre Erregung, wie überhaupt auf die elektrischen Wirkungen des Muskels zu erörtern.

Da die secundäre Erregung nur eine besondere Form der elektrischen Reizung eines mit seinem Muskel noch zusammenhängenden Nerven darstellt, so darf man von vornherein erwarten, dass im Wesentlichen dieselben Gesetze, welche die Erscheinungsweise des primären Tetanus und insbesondere seine Abhängigkeit von der Intensität und Frequenz der Reize beherrschen, auch für den secundären Tetanus gelten werden. Wenn man weiter berücksichtigt, dass die elektrischen Schwankungswellen, wie schon aus dem Vorstehenden sich ergiebt, den Contractionserscheinungen nicht immer genau parallel gehen, so lässt sich erwarten, dass kein völliger Parallelismus zwischen primärem und secundärem Tetanus bestehen dürfte, wie es auch thatsächlich der Fall ist. Ehe man die Unfähigkeit vieler Tetani zu secundärem Tetanus erkannte, hielt man den letzteren für ein so sicheres Merkmal des primären Tetanus, dass er nicht nur zum Beweise der elektromotorischen Discontinuität aller Tetani, sondern auch zur Entscheidung zwischen Contractur und Tetanus allgemein verwendet wurde. Ohne Widerspruch wurde anerkannt, dass eine Muskelbewegung, die wohl secundäre Zuckung, aber keinen secundären Tetanus erzeugt, selbst eine einfache Zuckung sein müsse. Dies ist nun aber oft der Fall unter Umständen, wo an der Discontinuität der primären Reize kein Zweifel bestehen kann. Der Erfolg am secundären Präparat hängt, wie man sich bald überzeugt, sehr wesentlich von Charakter und Stärke der primären Reizwirkung und daher von Intensität und Frequenz der das primäre Präparat treffenden Inductionsschläge ab. Werden die Stromstärken so gewählt, dass sie den primären Muskel in Tetanus versetzen, so erhält man theils Tetanus des secundären Muskels von wechselnder Höhe und Länge, oder man erhält Curven, die sich in nichts von denen unterscheiden, welche der primäre Muskel eventuell als „Anfangszuckung" verzeichnet. In seltenen Fällen kommt es nicht

nur bei Beginn des primären Tetanus zu einer secundären Anfangszuckung, sondern auch bei Beendigung der Reizung zu einer secundären „Endzuckung“ (Schönlein 53). Wenn die secundäre Anfangszuckung bei relativ geringer Reizfrequenz auftritt, so ist dies hauptsächlich durch jene Veränderungen in Stärke und Verlauf der Actionsströme des primären Muskels bedingt, welche als Folgen der Ermüdung aufzufassen sind, was sich hauptsächlich darin zeigt, dass der secundäre Tetanus oft wieder eintritt, wenn man dem primären Muskel einige Zeit zur Erholung gegönnt hat. So haben auch bereits Morat und Toussaint (54) durch Ermüdung des primären Muskels bei einer Frequenz von nur 70—80 Reizen in der Sekunde secundäre Anfangszuckung beobachtet. Ist Ermüdung möglichst ausgeschlossen, so kann durch Verstärkung der primären Reize innerhalb weiter Grenzen der Frequenz secundärer Tetanus erhalten werden.

Während der durch rhythmische elektrische oder mechanische Reizung ausgelöste primäre Tetanus wenigstens in der Regel auch secundären Tetanus, wenngleich nicht immer von entsprechend langer Dauer, auslöst, giebt es andere Formen künstlich erzeugter Tetani, bei welchen dies überhaupt niemals der Fall ist, und die im günstigsten Falle secundäre Zuckungen bewirken. Wie später näher zu erörtern sein wird, verfallen quergestreifte Skeletmuskeln unter gewissen Umständen in einen oft lange anhaltenden Tetanus, während der Nerv von einem Kettenstrom durchflossen wird (Schliessungs-Tetanus), eventuell auch nach der Oeffnung des Stromkreises (Ritter'scher Oeffnungs-Tetanus). J. J. Friedrich (55) fand nun, dass das secundäre Präparat in diesem Falle, wenn überhaupt, stets nur mit einer im Beginn des untersuchten Tetanus auftretenden secundären Zuckung, nie aber mit einem secundären Tetanus reagirte. Bemerkenswerth ist noch, dass der Erfolg beim Oeffnungs-Tetanus viel häufiger ganz ausblieb, als beim Schliessungs-Tetanus.

Ebenso wenig vermag der oft äusserst kräftige Tetanus durch chemische Reizung des motorischen Nerven secundären Tetanus hervorzubringen (Kühne l. c. p. 61f.). Der Kochsalz- und der Glycerin-Tetanus stellen, wie Kühne bemerkt, eine so grosse mechanische Muskelleistung dar, dass sicherlich nicht Schwäche der Muskelerregung Schuld sein kann an dem Ausbleiben des secundären Tetanus; vielmehr kann es nur an der örtlichen oder zeitlichen Angriffsweise der chemischen Reizung liegen, dass die darauf indirect reagirenden Muskeln sich so ganz anders verhalten.

Es ist dies um so bemerkenswerther, als auch jede beliebige Form des vitalen Tetanus secundär nur eine oder mehrere Eingangszuckungen, allenfalls auch bei Intermisisonen secundäre Zwischenzuckungen, aber niemals secundären Tetanus liefert. Schon Du Bois-Reymond hatte die Frage untersucht, „ob der Strychnintetanus gleich dem elektrischen unterbrochener Art sei“; der Versuch wurde so angestellt, dass der Nerv eines stromprüfenden Schenkels am natürlichen Längsschnitt und natürlichen oder künstlichen Querschnitt der Schenkelmuskeln eines mit Strychnin vergifteten Frosches angelegt wurde. In günstigen Fällen „sieht man den stromprüfenden Schenkel in einer zusammenhängenden, obwohl nicht dichtgedrängten Reihe schwacher

Zuckungen begriffen"; häufig bleibt er aber ganz in Ruhe. Friedrich (l. c. p. 422) stellte derartige Versuche an Fröschen, Kaninchen und Meerschweinchen an. Einzelne Zuckungen, welche dem Ausbruche des eigentlichen Tetanus vorangingen, gaben häufig secundäre Zuckungen, ein ganz ruhiger (Strychnin-) Tetanus dagegen gab, wenn nicht, wie häufig, jeder Erfolg ausblieb, stets nur bei seinem Beginne secundäre Zuckungen, nie secundären Tetanus. Erscheinungen, welche den von Du Bois-Reymond beobachteten entsprachen, traten nur auf, wenn auch das primäre Präparat keinen ruhigen Tetanus, sondern einen klonischen Krampf zeigte. Im Uebrigen wirkt aber der Strychnintetanus überaus kräftig auf angelegte Nerven. Starke secundäre Eingangszuckungen begleiten fast jeden erneuten Anfall des Starrkrampfes, wenn man Frösche so lange in äusserst verdünnte Strychninlösung setzt, dass sie für Stunden und Tage zur Demonstration der gesteigerten Reflexe geeignet sind, und den Schenkelnerven selbst nur an die Haut der Wade des unverletzten Thieres legt (Kühne l. c. p. 60).

Ebenso wenig wie der Strychnintetanus vermag die anhaltende willkürliche oder reflectorische Contraction secundären Tetanus zu bewirken. Harless war der erste, welcher vom präparirten Gastrocnemius des sonst unversehrten Frosches bei natürlichen Bewegungen desselben secundäre Wirkungen zu gewinnen suchte. Wenn der Frosch durch intensive Schmerzerregung zu langdauernder Verkürzung der betreffenden Muskeln gebracht wurde, beobachtete Harless nie secundären Tetanus, dagegen meist im Beginn der Verkürzung secundäre Zuckung. Ebenso verhielt es sich bei Reflexbewegungen. Von Interesse ist auch ein Versuch von Harless, bei welchem (am Frosch) einmal das Rückenmark und dann der Plexus ischiadicus hoch oben elektrisch gereiztwurden: ersteren Falls trat nur secundäre Anfangszuckung, letzteren Falls stets secundärer Tetanus ein. Hieran schliessen sich die Beobachtungen Hering's an den tetanischen Contractionen des Zwerchfells, welche dasselbe beim Athmen erfährt; es gelingt nicht, vom contrahirten Zwerchfell secundären Tetanus eines mit seinem Nerven passend angelegten Froschschenkels zu bekommen, obwohl derselbe sofort in secundären Tetanus verfiel, sobald der Phrenicus schwach elektrisch tetanisirt wurde und tertiär zuckte, wenn der hoch oben abgeschnittene Zwerchfellnerv auf das noch schlagende Herz gelegt und so das Zwerchfell durch die Herzschläge zu rhythmischen secundären Zuckungen gebracht wurde. Ein einfaches Mittel, um eine grosse Reihe secundärer Zuckungen von (reflectorisch) gereizten gewöhnlichen Skeletmuskeln zu erhalten, giebt Kühne (l. c. p. 63) an: ein sich krümmender abgeschnittener Eidechsenschwanz mit Froschschenkelnerven belegt, erregt diese auf das Lebhafteste. Wie dieser Versuch zeigt, besitzen demnach natürliche, schnell verlaufende Contractionen sehr erhebliche secundäre Wirkung.

Es scheint, dass das Telephon in Bezug auf den Nachweis discontinuirlicher, elektrischer Schwankungswellen im Muskel bei natürlichem Tetanus dem stromprüfenden Froschschenkel wesentlich überlegen ist. Schon Bernstein und Schönlein (56) hörten an mit Strychnin vergifteten Kaninchen beim Ausbruch der Krämpfe „mit

überzeugender Deutlichkeit einen tiefen singenden Ton". Später stellte Wedenski (48) eine grosse Reihe hierher gehöriger Versuche an. Bei jeder energischen natürlichen Contraction des Triceps femoris des Frosches gelang es mittels des Telephons, ein ganz bestimmtes Geräusch („Hauchen") wahrzunehmen. Dieselben Erscheinungen, nur noch intensiver und anhaltender, wurden auch während der durch Zerstörung des Rückenmarkes hervorgebrachten Krämpfe gehört. Wedenski stellte auch Versuche an sich selbst an (durch Einstechen von zwei Stecknadeln in den Biceps brachii), wie auch an Hunden, Kaninchen und Kröten. Die Thiere wurden entweder mit Strychnin vergiftet oder vom Rückenmark aus tetanisirt. Bei allen diesen Experimenten vernimmt man ein schwer zu definirendes, tiefes, gleichmässiges Rauschen oder Hauchen, ähnlich dem eines von Ferne gehörten Wasserfalles. Hält man den Arm längere Zeit angestrengt gebeugt, so wird das Hauchen schwächer und erlischt endlich (Ermüdung). Das hauchende Geräusch ist tief, aber seine Tonhöhe unbestimmbar; der Versuch, mit Hülfe künstlicher Reizung diese letztere auf synthetischem Wege zu bestimmen, ergab insofern ein negatives Resultat, als Reizungen mit 8—20 Schlägen in der Sekunde elektrische Muskeltöne lieferten, die einen vollkommen verschiedenen Charakter hatten von dem bei willkürlicher Contraction im Telephon gehörten Hauchen.

So vollkommen daher auch der telephonische Beweis der oscillatorischen Natur der elektrischen Vorgänge im willkürlich thätigen Muskel ist, er hat den einen grossen Mangel, dass er keine Frequenzbestimmung der Schwankungen ermöglicht.

Die Ursache des Fehlschlagens des secundären Tetanus in den oben erwähnten Fällen ist wiederholt Gegenstand der Erörterung gewesen. Schon Du Bois-Reymond (1) betont die vergleichsweise geringere innere Stetigkeit des willkürlichen und Strychnin-Tetanus. Wenn aber die Contractionen verschiedener Fasergruppen eines Muskels nicht gleichzeitig erfolgen, so wäre es denkbar, dass die nach aussen ableitbaren, elektrischen Schwankungen sich gegenseitig störten oder vernichteten, so dass die Wirkung auf den anliegenden secundären Nerven eventuell ausbliebe, was nicht der Fall sein wird, wenn sämmtliche Elemente bei rhythmischer, künstlicher Reizung des Nerven in derselben Phase gleichmässig zusammenwirken. In neuerer Zeit haben Hering (55) und Brücke ähnliche Anschauungen geäussert, und der Letztere drückt das Verhältniss bildlich dadurch aus, dass er die künstliche Erregung vom Nerven aus als „salvenmässige" Reizung den nach Art des Pelotonfeuers unregelmässig erfolgenden Entladungen der Centralorgane gegenüberstellt. Auch die Unwirksamkeit des durch chemische Nervenreizung erzeugten primären Tetanus zur Auslösung eines secundären dürfte in ähnlicher Weise zu denken sein. „Vergegenwärtigt man sich, dass die secundäre Wirkung des Muskels nicht von einer einzigen Muskelfaser ausgeht, sondern immer von Fasergruppen, und dass in jeder solchen Gruppe die Schwankungswellen auch ohne Ordnung neben einander verlaufen können, so findet man die Umstände, welche vorzugsweise Vernichtung des äusseren Effectes zur Folge haben werden, da die Abgleichung elektrischer Spannungsunterschiede, welche die einzige Ursache aller secundären Erregung ist, nun im Muskel selber von einer Faser zur andern, von jedem negativen Punkte der einen zum weniger

negativen oder positiven der benachbarten stattfindet" (Kühne 50). Es bleibt also nur noch das Verständniss zu finden für das frühe Erlöschen des secundären Tetanus, beziehungsweise für das Auftreten der secundären Anfangszuckung bei rhythmisch „salvenmässiger", elektrischer oder mechanischer Reizung. Ich glaube, dass man hier keinerlei Schwierigkeiten begegnet, wenn man sich der Bedingungen für das Auftreten der primären Anfangszuckung erinnert und insbesondere ihrer Abhängigkeit von Intensität und Frequenz der tetanisirenden Reize. Nach Aussage des Capillar-Elektrometers und Telephons nimmt die Intensität der elektrischen Schwankungen des Muskels sehr rasch und jedenfalls viel früher ab, als die Verkürzung. Ist nun ausserdem die Reizfrequenz erheblich, so liegt hierin genügender Grund für die kurze Dauer des secundären Tetanus. Dazu kommt noch ein Umstand, auf den Kühne (l. c. p. 68) zuerst aufmerksam machte. Bekanntlich stellt ein quergestreifter Muskel in der Regel kein physiologisch einheitliches Ganze dar, indem zum Mindesten zwei functionell verschiedene Faserarten in seine Zusammensetzung eingehen. Die trüben (rothen), langsam beweglichen Fasern brauchen nur in anderem Tempo Veränderungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu erleiden, als die flinken, hellen Fasern, um ihre Schwankungswellen mit denen der anderen in der Weise interferiren zu lassen, dass an der Oberfläche keine elektrischen Spannungsdifferenzen zur Erregung eines angelegten Nerven mehr übrig bleiben. In der That haben wir oben gesehen, dass die hellen Fasern viel rascher ermüden als die trüben.

Mit Rücksicht auf den zuletzt erwähnten Punkt ist es auch kaum anzunehmen, dass die an einem Ende parallelfaseriger Muskeln erzeugte Schwankungswelle in allen Fasern mit gleicher Phase anlangt, und hierin dürfte die Erklärung nicht nur der kräftigen Erregung, welche ein Nerv erfährt, der rechtwinklig über ein starkes Bündel solcher Fasern gelegt ist, sondern vor Allem auch für die sonst kaum verständliche secundäre Wirksamkeit des regelrechten Querschnittes liegen.

Eine bemerkenswerthe Thatsache ist es, dass während des Lebens die sich contrahirenden Muskeln auf die zwischen sie gebetteten Nerven, wie es scheint, keinerlei secundäre Wirkung äussern. Zwar hat Hering gezeigt, dass die von Schiff zuerst bemerkten und bis dahin unaufgeklärten, mit dem Herzschlag isochronen Zuckungen des Zwerchfells (der Katze) bedingt sind durch die Berührung des Nervus phrenicus mit dem schlagenden Herzen; doch ist sonst kein weiterer Fall bekannt, vielmehr lässt sich leicht zeigen, dass unter den scheinbar günstigsten Umständen secundäre Erregung extramusculärer Nerven in situ auch durch ihnen fremde Muskeln nicht zu Stande kommt. Durchschneidet man den Nervus ischiadicus dicht unterhalb des Abganges der Oberschenkeläste, so bleiben selbst bei sehr starker tetanisirender Reizung des Plexus sacralis die Muskeln des Unterschenkels und Fusses ruhig, obschon der Unterschenkelnerv zwischen lauter contrahirten Oberschenkelmuskeln eingebettet liegt (Kühne). Dass dies nicht auf die Nebenschliessung der Actionsströme innerhalb der umhüllenden Muskelmasse zu beziehen ist, lässt sich leicht zeigen. Kühne erhielt stets secundäre Wirkungen, wenn er den Nerven eines Froschschenkels in den aus-

gebeinten Oberschenkel einpackte und dann den Plexus ischiadicus reizte, und ebenso ist es auch bekannt, wie wenig andere feuchte, als Nebenschliessung dienende Körper die secundäre Wirkung zu behindern vermögen. Dicke Lagen von Fliesspapier oder allseitige Umhüllung des mit dem secundären Nerven belegten primären Muskels mit den Eingeweiden eines Froschweibchens stören in keiner Weise die secundären Reizerfolge. Dass es sich bei der secundären Unerregbarkeit in situ befindlicher Nerven um eine besondere, „den Bedürfnissen wohl geregelter Muskel- und Nerventhätigkeit angepasste Anordnung handelt, welche in Wahrheit weit mehr leistet, als die natürlichen Verhältnisse erfordern", scheint aus dem Umstande hervorzugehen, dass, wie Kühne sah, eine selbst nur geringe Dislocation des zwischen den Oberschenkelmuskeln liegenden Nerven, ja selbst nur das einfache Blosslegen desselben die sonst fehlende secundäre Wirksamkeit sofort hervortreten lässt, während dieselbe nach Schliessung der Wunde wieder schwindet. Man wird mit Kühne „kaum umhin können, den Schutz in situ befindlicher Nerven vor der anscheinend gefährlichen Nachbarschaft der Muskeln, zwischen welchen sie verlaufen, in Eigenthümlichkeiten dieser zu suchen, welche denselben nicht erlauben, anders neben einander thätig zu werden, als in einer die Abgleichung der myoelektrischen Spannungen durch die Gegend des Nervenverlaufes verhindernden Weise", was vielleicht auf das Princip der Interferenz oder des Ausschlusses summirter Wirkung der Schwankungswellen zurückführbar sein dürfte.

Da es durch Hering festgestellt wurde, dass der Muskel durch seinen eigenen Demarcationsstrom erregt werden kann, so lag die Vermuthung nahe, dass es auch möglich sein müsste, secundäre Erregung von Muskel zu Muskel zu erzielen. Ungeachtet vieler Bemühungen blieben die ersten Versuche, dieses Ziel zu erreichen, stets erfolglos, indem weder bei partieller Erregung eines Muskels sämmtliche Fasern, noch bei Totalerregung die benachbarten Muskeln mit erregt wurden. Kühne gelang es zuerst, secundäre (praesystolische) Erregung des Froschsartorius durch die Actionsströme des langsam schlagenden Schildkrötenherzens zu erzielen, welches sich, wie oben erwähnt wurde, gerade durch seine secundäre Unwirksamkeit auf Froschnerven auszeichnet. Es zeigt diese Thatsache neuerdings, wie sehr es bei der secundären Erregung auf den zeitlichen Verlauf der Actionsströme ankommt: der langsamer reagirende Muskel spricht leichter auf eine langsamer verlaufende Schwankungswelle an, während der rasch reagirende Nerv auch besser durch eine rasch verlaufende Schwankung erregt wird. Später gelang es Kühne, unter gewissen besonderen Umständen secundäre Erregung von Muskel zu Muskel auch an Skeletmuskeln des Frosches zu erzielen.

Während es niemals glückt, einen Sartorius dadurch zur Contraction zu bringen, dass man ihn mit einem andern direct oder indirect gereizten Muskel ohne Druck zusammenschmiegt, bleibt der Erfolg nie aus, wenn die Muskeln theilweise auf einander gepresst werden (Kühne 57). Man sieht unter diesen Umständen einen Muskel sogar auf eine ganze Reihe anderer, mit den Enden unter Druck zusammengefügter Muskeln secundär erregend wirken. Indirecte Reizung des primären Präparates vom Nerven aus erweist sich selbst in solchen Fällen noch wirksam, wo sonst die secundäre

Erregung auf einen anliegenden Nerven in der Regel ausbleibt. Dies gilt insbesondere hinsichtlich der durch Glycerin erzeugten klonischen und tonischen Krämpfe, welche das secundäre Nerv-Muskelpräparat bekanntlich nur ausserordentlich schwach erregen. Dies ändert sich jedoch sofort, sobald der primäre Muskel partiell gepresst wird, indem dann auch der secundäre, in der Nähe der Pressstelle angelegte Nerv bei Glycerinreizung des primären Nerven auf das Allerkräftigste erregt wird. Dasselbe ist der Fall, wenn ein zweiter Sartorius mittels der Presse zwischen den ersten und den Schenkelnerven eingeschaltet wird. Dagegen ist die kräftigste, durch Einwirkung von Ammoniak auf den primären Muskel bedingte Erregung desselben ebenso unfähig, auf den secundären Nerven, wie auf einen zweiten Muskel übertragen zu werden. Directe elektrische Reizung des primären Muskels, die sonst bekanntlich wenig geeignet ist, einen anliegenden Nerven secundär zu erregen, erweist sich an gepressten Muskeln höchst wirksam zu secundärer Erregung des angeschmiegten Muskels, und zwar selbst in dem Falle, wenn der Strom im Muskel von der Sehne zur Oberfläche gerichtet ist. Charakteristisch für jeden gepressten Muskel ist die Totalcontraction auf einen localisirten Reiz, sowie die Neigung zu anhaltend tetanischer Verkürzung. Die erstere Erscheinung erklärt sich leicht durch die secundäre Wirkung von Faser zu Faser, und beide wirken zusammen, um den partiell gepressten Muskel so ungemein empfindlich erscheinen zu lassen: „Bei jedem Anfassen, worauf der normale nur mit ein paar Randfasern fast unmerklich reagirt, fährt der gepresste, in seiner Unfähigkeit, bündelweise zu zucken, gleich in ganzer Breite zusammen, und während der erstere an einer kleinen Last kaum rütteln würde, ist dieser im Stande, ein grosses Gewicht zu heben und, indem er noch tetanisch wird, es auf eine bedeutende Höhe zu bringen und während vieler Sekunden erhoben zu halten" (Kühne). Mit Rücksicht auf die Frage nach der Stetigkeit oder Discontinuität des elektromotorischen Vorganges bei der tetanischen Contraction gepresster Muskeln ist es von Wichtigkeit, zu bemerken, dass im Gegensatze zu der secundären Unwirksamkeit des Schliessungs- und Oeffnungstetanus oft der kräftigste secundäre Tetanus erzielt wird, wenn bei Reizung des primären, partiell gepressten Sartorius mit einem Kettenstrom der secundäre Nerv dem aus der Presse hervorragenden Stück des Muskels angelegt wird. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass der den Reiz überdauernde Tetanus gepresster Muskeln keineswegs als Contractur aufzufassen ist, sondern bezüglich des elektromotorischen Verhaltens als ein ähnlich discontinuirlicher Vorgang sich erweist, wie bei dem echten oscillirenden Tetanus durch rhythmische Reizung.

Könnte es noch einem Zweifel unterliegen, dass es sich in allen erwähnten Fällen um eine elektrische Miterregung des anliegenden Muskels (oder Nerven) handelt, so würde derselbe mit Rücksicht auf die Erfahrung hinfällig, dass selbst die dünnste Schicht eines schmiegsamen Nichtleiters, sowie andererseits eine metallische Zwischenschicht (Blattgold) das Zustandekommen der secundären Erregung verhindert. Kühne ist es überdies, wiewohl nur selten, gelungen, die secundäre Erregung von Muskel zu Muskel auch unter Vermittlung von Elektricitätsleitern (Kochsalzthon) zu erzielen, durch welches Verfahren seiner Zeit Du Bois-Reymond zuerst den unanfechtbaren Beweis geliefert hatte, dass die Matteucci'sche Zuckung auf elektrischen

Vorgängen im primären Muskel beruht. Auf die eigentliche Ursache des merkwürdigen Einflusses, welchen das Pressen der Muskeln auf deren secundäre Wirksamkeit besitzt, werfen Versuche Licht, welche ich selbst über die Folgen des Wasserverlustes durch Eintrocknen angestellt habe (58).

Lässt man todte, enthäutete Frösche oder auch nur Theile von solchen mehrere Stunden bei nicht zu hoher Aussentemperatur frei der Luft ausgesetzt liegen, so dass die Muskeln an der Oberfläche allmählich eintrocknen, so gewinnen dieselben in einem gewissen Stadium der Vertrocknung sehr auffallende Eigenschaften, durch welche sie sich auf das Schärfste von normalen Muskeln unterscheiden, selbst wenn sich diese im Zustande höchster Erregbarkeit befinden. Wie bei partiell gepressten Muskeln bewirkt dann jeder auch noch so localisirte Reiz eine äusserst kräftige und zugleich langanhaltende Dauerverkürzung des ganzen direct getroffenen Muskels und in vielen Fällen auch anderer, anliegender Muskeln, so dass es zu höchst energischen Bewegungen und Lageänderungen der betreffenden Extremität kommt, die oft ganz den Eindruck reflectorisch oder willkürlich ausgelöster Bewegungen machen. Nicht selten ist die Erregbarkeit in solchem Maasse gesteigert, dass schon eine leichte Erschütterung, etwa durch Aufsetzen des Tellers, auf welchem enthäutete Froschreste liegen, genügend erscheint, um gewisse Muskeln in anhaltende Contractur zu versetzen; immer jedoch reicht eine leichte Berührung der trocknenden Oberfläche aus, um diesen Erfolg herbeizuführen. Dass das geschilderte Verhalten vertrocknender Muskeln hauptsächlich durch den Wasserverlust der oberflächlichen Faserschichten bedingt wird, lässt sich leicht zeigen, wenn man jene Stellen eines Präparates, die sich bei mechanischer oder elektrischer Reizung als die empfindlichsten erwiesen, mit physiologischer Kochsalzlösung befeuchtet, worauf die charakteristischen Erfolge sehr bald dauernd verschwinden, obschon es nach wie vor gelingt, dieselben von andern trockenen Stellen aus zu erzielen.

Legt man einen freipräparirten, im richtigen Stadium der Vertrocknung befindlichen Sartorius so auf eine Glasplatte, dass die fascienlose Innenseite nach unten gekehrt ist, so lassen sich sofort und mit den einfachsten Mitteln eine Reihe von Thatsachen feststellen, welche ein derartiges Präparat in schärfster Weise von einem normalen, wenn auch noch so erregbaren Muskel unterscheiden lassen. Reizt man, etwa mit einer Nadelspitze, an irgend einer Stelle des Innen- oder Aussenrandes die demselben zunächstliegenden Fasern, so tritt in der Regel sofort eine kräftige Zusammenziehung des ganzen Muskels ein, so dass kein Zweifel darüber bestehen kann, dass die Erregung, die ursprünglich nur auf wenige Primitivfasern beschränkt war, sich in irgend einer Weise auch den übrigen mittheilt. Auch hier ist die Contraction nach möglichst kurz dauernder Reizung eine lang anhaltende, tetanische, ganz wie bei partiell gepressten Muskeln. Zu einer Totalerregung des ganzen Sartorius kommt es bei beginnender Vertrocknung auch dann, wenn man den Muskel der Länge nach theilweise schlitzt (Kühne's „Zweizipfelversuch") und nur den einen Zipfel direct elektrisch oder mechanisch reizt. Man sieht dann regelmässig beide Zipfel sich gleichzeitig contrahiren, und da der Versuch bisweilen noch gelingt, wenn die verbindende Muskelbrücke kaum $^1/_2$ cm lang ist, so dürfte die rein mechanische Wirkung des

direct gereizten Faserbündels auf die benachbarte Hälfte kaum genügend sein, um innerhalb der kurzen Strecke, in der sie sich allein noch geltend zu machen vermag, eine wirksame Miterregung herbeizuführen. Es besteht also, wie man sieht, fast völlige Uebereinstimmung hinsichtlich des Verhaltens eines isolirten, vertrocknenden und eines frischen, partiell gepressten Sartorius.

Dies zeigt sich ebenso bei Versuchen, bei welchen die Uebertragung der Erregung von einem Sartorius auf einen zweiten ihm dicht anliegenden bewerkstelligt wird. Legt man zwei geeignete Muskeln mit den breiten unversehrten Beckenenden derart zusammen, dass die trockenen Aussenseiten beider sich in einer Ausdehnung von etwa 1 cm dicht berühren, so verhalten sich beide Muskeln nunmehr wie ein Ganzes, wie eine in sich zusammenhängende, allseitig leitende, erregbare Masse. Jede durch einen noch so beschränkten Reiz ausgelöste Erregung des einen Muskels überträgt sich nicht nur in diesem selbst von Faser zu Faser, sondern der in seiner Gesammtheit zuckende, primär gereizte Muskel versetzt sofort auch den andern in secundäre Miterregung.

Es wurde schon hervorgehoben, dass vertrocknende Muskeln sich ganz ebenso wie gepresste dadurch auszeichnen, dass sie auf einen kurzdauernden, einmaligen Reiz nicht wie unter normalen Verhältnissen mit einer rasch verlaufenden Zuckung reagiren, sondern fast regelmässig in eine länger anhaltende Contractur oder wohl auch einen Zustand dauernder Unruhe gerathen. Letzterenfalls hat man Gelegenheit, zu beobachten, dass der secundäre Muskel jeder Bewegung des primären in allen Einzelheiten auf das Genaueste folgt, als würde die Erregung von einem Präparat direct auf das andere übertragen. Bemerkenswerth ist auch das Verhalten der secundären Erregung von vertrocknenden Muskeln zu angelegten Nerven, da es zu Gunsten der Annahme zu sprechen scheint, dass der scheinbar stetigen Contractur nach einmaliger kurzer Reizung eine rhythmisch-discontinuirliche Zustandsänderung entspricht. Legt man den Nerven eines empfindlichen Präparates der Länge nach an einen frei präparirten vertrocknenden Sartorius, so sieht man bei jeder Contractur desselben den Schenkel in ruhigen secundären Tetanus verfallen, gleichgiltig, ob jene durch eine discontinuirliche Erregung oder durch einen einmaligen, kurzdauernden Reiz ausgelöst wurde. Gepresste Muskeln zeigen nach Kühne, wie oben erwähnt wurde, ein ganz gleiches Verhalten.

Die vollkommene Uebereinstimmung vertrocknender und gepresster Muskeln lässt vermuthen, dass die auffallende Neigung zu secundärer Erregung in beiden Fällen einer und derselben Ursache zuzuschreiben ist, nämlich dem Wasserverlust, der im einen Falle durch langsame Verdunstung, im andern durch starken Druck herbeigeführt wird. Es kann dabei kaum in Betracht kommen, dass die Veränderung im einen Falle den ganzen Muskel, im andern dagegen nur einen grösseren oder kleineren Abschnitt desselben betrifft, innerhalb dessen die secundäre Erregung erfolgt. Kühne erwähnt selbst gelegentlich, dass „der Muskel wie vertrocknet aus der Presse kam", und macht an anderer Stelle auf das „trockene, glanzlose Aussehen" der gepressten, abgeplatteten Muskelstrecke aufmerksam, deren Verhalten auch nach Aufhören des Druckes noch bestehen bleibt, so dass nothwendig eine durch denselben bewirkte Veränderung der Muskel-

substanz als die eigentliche Ursache der secundären Wirksamkeit angesehen werden muss. Auch hinsichtlich der Erregbarkeit scheinen im Allgemeinen gepresste und vertrocknende Muskeln übereinzustimmen, indem dieselbe in beiden Fällen erheblich gesteigert erscheint. Freilich ist dies bei langsamem Wasserverlust durch Verdunstung in einem viel höheren Maasse der Fall, als bei dem Pressen, wo Kühne nur Anfangs eine deutliche Erregbarkeitssteigerung der Pressstrecke nachzuweisen vermochte, während dieselbe später, ungeachtet starker secundärer Wirkungen, eine bedeutend verminderte Anspruchsfähigkeit zeigte. Es kann übrigens die Erregbarkeitssteigerung an sich nicht als die alleinige Ursache der secundären Erregung angesehen werden, da sich leicht zeigen lässt, dass eine in anderer Weise herbeigeführte, noch viel bedeutendere Erregbarkeitserhöhung (etwa durch Einwirkung von Lösungen von Na_2CO_3) den Muskeln nicht die Fähigkeit ertheilt, in der geschilderten Weise auf einander zu wirken. Ebenso wenig kann dies ferner durch den veränderten zeitlichen Verlauf der Erregung bedingt sein, da sonst Vergiftung mit Veratrin, wodurch die Muskeln bekanntlich auch in einen Zustand gerathen, in welchem sie bei jedem leichten Reize in langdauernde Contractur verfallen, die Fähigkeit der secundären Erregung von Muskel zu Muskel bedingen müsste, was nie der Fall ist. Ein sehr wesentliches Moment scheint mir dagegen in dem Umstande zu liegen, dass die gegenseitige Berührung der Präparate eine unverhältnissmässig innigere ist, wenn die sich berührenden Flächen einen gewissen Grad von Trockenheit besitzen. Dies hat vielleicht auch für den einzelnen Muskel Geltung, indem sich die einzelnen Primitivfasern in dem Maasse dichter an einander legen, als der Muskel Wasser verliert. Doch erscheint es dabei auffallend, dass, ungeachtet der unzweifelhaften Verschiedenheit des Wassergehaltes in den oberflächlich und tiefer gelegenen Faserschichten des Muskels, die Uebertragung der Erregung sich doch nicht bloss auf die ersteren zu beschränken scheint, obschon die directe Reizung der feuchteren, fascienlosen Innenseite weniger sicher zu secundärer Erregung des Muskels führt, als Reizung der trockenen Aussenseite. Es scheint dies dafür zu sprechen, dass die trockenen Faserschichten, welche zugleich die erregbareren sind, sich vielleicht noch in anderer Beziehung (etwa durch eine stärkere elektromotorische Wirksamkeit) vor den andern auszeichnen. Jedenfalls dürften mehrere Umstände zusammenwirken, um das geschilderte Verhalten vertrocknender oder gepresster Muskeln herbeizuführen.

Jüngst hat Langendorff (59) interessante Beobachtungen über ganz analoge Erscheinungen wie an vertrocknenden Muskeln nach Injection von Glycerin unter die Haut von Fröschen mitgetheilt, die offenbar ebenfalls auf der durch Wasserentziehung bedingten Fähigkeit zu secundärer Erregung von Muskel zu Muskel beruhen. Werden 1,5—2 ccm Glycerin unter die Rückenhaut eines curarisirten Frosches injicirt, so treten nach einiger Zeit bei jeder Reizung eines Muskels heftige und lang andauernde Contractionen nicht nur dieses letzteren selbst, sondern auch benachbarter Muskeln auf, welche durchaus jenen gleichen, die man an vertrocknenden Präparaten zu beobachten Gelegenheit hat, und zweifellos auch in gleicher Weise zu deuten sind.

III. Die positive Schwankung des Muskelstromes.

Nach Hering's Auffassung würde von den „Actionsströmen" im Hermann'schen Sinne, welche nur durch absteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle entstehen, „eine andere Art von Actionsströmen zu unterscheiden sein, welche durch aufsteigende Aenderung der einen abgeleiteten Stelle bedingt sind, während die andere dabei nicht nothwendig in absteigender Aenderung begriffen zu sein braucht". Man würde, wie leicht ersichtlich, wenn dieser Fall bei Muskeln wirklich vorkommt, als Folge tetanisirender Reize bei Vorhandensein eines künstlichen Querschnittes nicht, wie in allen bisher besprochenen Fällen, eine negative, sondern umgekehrt eine positive Schwankung des Demarcationsstromes zu erwarten haben, indem jeder abgeleitete Punkt der unversehrten Oberfläche in Folge der eingeleiteten aufsteigenden Aenderung sich positiver zum Querschnitt verhalten müsste, als vorher. In neuerer Zeit sind nun in der That einige Beobachtungen mitgetheilt worden, welche zu beweisen scheinen, dass der in Rede stehende, theoretisch mögliche Fall wirklich vorkommt. Nachdem zuerst Gaskell am Herzmuskel der Schildkröte bei Reizung des N. vagus eine ausgesprochene positive Schwankung beobachtet hatte, ist es mir selbst gelungen, die gleiche Erscheinung bei indirecter tetanisirender Reizung des Schliessmuskels der Krebsscheere nachzuweisen. Auf Grund von ausgedehnten Untersuchungen über die Innervation und die physiologischen Eigenschaften des Herzmuskels gelangte Gaskell (60) zu der Ansicht, dass derselbe (wie auch andere Gewebe) von zweierlei, functionell verschiedenen Nervenfasern versorgt wird, von welchen er die einen (motorische bezw. accellerirende Nerven) als „katabolisch" bezeichnet, weil es ihre Aufgabe sei, in dem Gewebe eine destructive Veränderung einzuleiten, die anderen (Hemmungsfasern) als „anabolisch", weil die Veränderung, die sie hervorrufen, constructiver Art (assimilatorischer Natur) ist; wie dieser Auffassung zu Folge „eine Zuckung oder ein Zuwachs in der Kraft der Muskelthätigkeit ein Zeichen von Disintegration (Dissimilation) ist oder ein Zeichen der Thätigkeit eines katabolischen oder motorischen Nerven, ebenso ist Erschlaffung ein Zeichen der Integration (Assimilation), d. h. der Thätigkeit eines anabolischen oder Hemmungsnerven". Eine ähnliche Ansicht hatte schon früher in Anlehnung an Hering's Entwicklungen Löwit (61) ausgesprochen. Auch waren bereits vor Gaskell, wiewohl ohne Erfolg, daraufhin Versuche angestellt worden, ob etwa der durch Vagusreizung bewirkte diastolische Stillstand des Herzens von besonderen galvanischen Wirkungen begleitet sei. Mittels des Telephons untersuchte Wedenski (62), mittels des Capillarelektrometers Taljantzeff (63) das Froschherz während des Vagusstillstandes; da im einen Falle kein Ton, im andern kein Ausschlag bemerkbar wurde, so schien der Schluss auf Abwesenheit einer irgendwie gearteten galvanischen Wirkung begründet. Bei einer Reizung, welche keine völlige Aufhebung, sondern nur eine Verlangsamung der Herzschläge veranlasste, hörte Wedenski eine Reihe von kurzen, mit den Herzperioden zusammenfallenden Tönen, deren Höhe derjenigen des Inductoriums entsprach. Die Deutung derselben als Ausdruck der Wirkung motorischer Vagusfasern muss aber wohl als sehr fraglich bezeichnet werden. Es ist nun ohne Weiteres klar, dass es nicht

wohl angeht, einen beweisenden Versuch über die eventuellen galvanischen Folgewirkungen der Vagusreizung während der Fortdauer der normalen rhythmischen Thätigkeit des Herzens anzustellen; andererseits ist es aber nicht leicht, einen länger anhaltenden Stillstand zu erzielen, ohne dass die anatomischen und functionellen Beziehungen des Nerven zum Muskel in erheblichem Grade gestört sind. Gaskell ist es jedoch gelungen, aus dem Herzen der Schildkröte ein Präparat zu gewinnen, welches dem gewöhnlichen Nerv-Muskelpräparat insofern entspricht, als sich der Muskel dauernd in Ruhe befindet, während dagegen der Nerv ein Hemmungsnerv ist. Bei der Schildkröte sowohl wie auch beim Krokodil verläuft ein besonderer Nerv („Coronarnerv") mit einer der Coronarvenen vom Venensinus zu der Herzfurche, den man im Zusammenhang mit dem Sinus von den übrigen Herzabtheilungen völlig freipräpariren kann, so dass der Nerv nunmehr die einzige Verbindung zwischen dem vom Sinus getrennten Vorhof mit seinem Ventrikel bildet. Da beide unmittelbar nach der Trennung längere Zeit vollkommen ruhig bleiben und erst später wieder zu pulsiren anfangen, so ist es möglich, während der Ruhepause den beabsichtigten Versuch auszuführen. Zu diesem Zwecke wird die Spitze des betreffenden Vorhofes verbrüht, so dass ein starker Demarcationsstrom entsteht, wenn die ableitenden Elektroden einerseits den thermischen Querschnitt, anderseits die unversehrte Basis berühren. Wie der Ventrikelstrom, so nimmt auch der Vorhofsstrom Anfangs rasch, dann immer langsamer ab. Während dieser Zeit bewirkt nun jede Vagusreizung eine positive Schwankung, welche, rasch beginnend, in der Regel schon nach 10 Sekunden ihr Maximum erreicht, um nach Beendigung der Reizung mit zunehmender Schnelligkeit zu verschwinden, so dass in 18—20 Sekunden der Magnet jene Lage einnimmt, in die er auch ohne Vagusreizung gelangt sein würde. Es kann nicht bezweifelt werden, dass diese Wirkung auf Veränderungen beruht, welche in dem unverletzten Theil des Vorhofes entstehen und „von einem Zuwachs der Positivität an dieser Stelle begleitet sind, geradeso wie die Contraction des Vorhofes von einer Verminderung der Positivität des unverletzten Gewebes begleitet ist". Beginnt daher der Vorhof wieder zu schlagen, so bewirkt jede Contraction eine in der Regel viel stärkere negative Schwankung des Demarcationsstromes, doch kommen auch Fälle vor, wo beide Schwankungsformen annähernd gleich gross ausfallen; ein charakteristischer Unterschied macht sich jedoch stets hinsichtlich der Schnelligkeit des Abklingens beider Wirkungen geltend. Immer erfolgt der Rückschwung des Magneten nach der negativen Schwankung unverhältnissmässig rascher als nach einer positiven. Wird die Reizung des Vagus längere Zeit fortgesetzt, so kann noch während derselben die positive Schwankung völlig abklingen. Durch Atropinvergiftung lässt sich die Fähigkeit des Vagus, die geschilderten galvanischen Wirkungen hervorzurufen, ebenso sicher aufheben, wie die bewegungshemmende Function desselben.

Bekanntlich steht das Herz nicht nur unter dem Einfluss hemmender, sondern auch antagonistisch wirkender, erregender Nervenfasern, und es war daher an die Möglichkeit zu denken, durch Reizung dieser letzteren auch gegensinnige galvanische Wirkungen zu erzielen. In der That ist es Gaskell gelungen, hierbei unter gewissen Umständen eine negative Schwankung am ruhenden Ventrikel hervorzurufen (64).

Untersuchungen, welche ich selbst über die Innervationsverhältnisse der Scheerenmuskeln des Krebses ausführte (65), deren Resultate später noch eingehend zu besprechen sein werden, haben ergeben, dass auch hier jeder der beiden antagonistisch wirkenden Muskeln, ähnlich wie das Herz, unter dem Einfluss von zweierlei, functionell verschiedenen (hemmenden und erregenden) Faserarten steht, die, in demselben Nervenstamm verlaufend, entgegengesetzte mechanische Effecte hervorzurufen vermögen. Es lag daher der Gedanke nahe, dass denselben auch entgegengesetzte elektromotorische Wirkungen als negative beziehungsweise positive Schwankung des Muskelstromes entsprechen würden. Der Untersuchung standen allerdings nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen, die einerseits in dem Umstande begründet sind, dass es wenigstens beim Flusskrebs nicht möglich ist, den Nerven in erregbarem Zustande zu isoliren, während man andererseits gezwungen ist, auch den Muskel innerhalb der Chitinschaale zu belassen. Dazu zwingen, abgesehen von allen anderen Gründen, schon die Ursprungsverhältnisse der einzelnen Fasern, welche, von einem sehr grossen Theil der Innenfläche des Scheerenendgliedes entspringend, im Allgemeinen convergent nach der Sehne hin verlaufen. Es liegt daher hier ein ähnliches Verhältniss vor, wie etwa an dem Sehnenspiegel des Gastrocnemius vom Frosch. An welcher Stelle der Scheerenbasis man auch immer die Schaale entfernen mag, immer liegen künstliche Querschnitte der Muskelbündel vor, und nirgends tritt die unversehrte Oberfläche (der natürliche Längsschnitt) allein zu Tage.

Es erscheint unter diesen Umständen am zweckmässigsten, einerseits von einer verletzten Stelle im Bereiche jenes Theiles der Scheere abzuleiten, innerhalb dessen die Fasern des Schliessmuskels entspringen, wobei es auf die Lage der betreffenden Stelle im Allgemeinen nicht ankommt, und sich anderseits des in elektromotorischer Hinsicht indifferenten Gewebes zur Ableitung von den unversehrten Theilen des Muskels zu bedienen, welches das Innere der hohlen Scheerenbranchen ausfüllt und gewissermaassen als eine Verlängerung der Sehne angesehen werden kann. Man bricht daher, am besten in der Nähe der Scheerenbasis, ein kleines Stück der Schaale von der äusseren Kante her nach der Innen- oder Aussenfläche hin mittels einer Knochenzange weg. Die zweite, zur Ableitung des Demarcationsstromes dienende, kleinere Oeffnung wird nach gänzlicher Entfernung des kleinen Oeffnungsmuskels ebenfalls am Aussenrande, etwa der Mitte der unbeweglichen Scheerenbranche entsprechend, angelegt, so dass die Möglichkeit besteht, gleichzeitig auch die Gestaltveränderungen des Schliessmuskels durch die Bewegungen des anderen, frei eingelenkten Scheerenarmes zu erkennen. Die Reizelektroden (Platinspitzen) werden durch das längste Glied des Scheerenarmes nahe dem Aussenrande durchgestochen. Bei dieser Versuchsanordnung verhält sich natürlich die der Scheerenbasis nähere Ableitungsstelle immer negativ zu der entfernteren.

Wird nun nach vorgängiger Compensation des Demarcationsstromes der Scheerennerv tetanisirend gereizt, so beobachtet man bei allmählicher Annäherung der Rollen des Schlittenapparates in der Regel zuerst eine mehr oder weniger beträchtliche Ablenkung im Sinne einer positiven Schwankung des Demarcationsstromes, worauf doppelsinnige (erst negative, dann positive) und schliesslich rein negative Ausschläge erfolgen. Im Allgemeinen stehen auch hier die positiven Ablenkungen

an Grösse hinter den negativen zurück. Bezüglich des zeitlichen Verlaufes der positiven Schwankung ist zu bemerken, dass sie dem Beginn der Reizung in der Regel rasch folgt und während derselben nur sehr langsam abnimmt. Da der Schliessmuskel der Krebsscheere häufig in einem mehr oder weniger ausgeprägten, tonischen Contractionszustand sich befindet, welcher, wie später gezeigt werden wird, durch schwache Reizung des Nerven beseitigt werden kann, während starke Erregung stets die Contraction verstärkt, beziehungsweise hervorruft, so scheint es naheliegend, die erwähnten galvanischen Veränderungen mit den gleichzeitigen Gestaltveränderungen des Muskels in directen, ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Doch lässt sich ein derartiger Parallelismus der beiderlei Reizerfolge durchaus nicht constatiren. Denn man hat Gelegenheit, sich oft genug davon zu überzeugen, dass der elektrische Erfolg noch rein positiv oder doppelsinnig sein kann, während der Muskel schon dauernd tetanisch verkürzt bleibt. Es kommen ferner gar nicht selten Fälle vor, wo der Schliessmuskel sich bei einer gewissen Reizstärke kräftig contrahirt, während die elektrischen Veränderungen äusserst geringfügig erscheinen, indem entweder sichtlich ein Kampf gegensinniger Wirkungen besteht oder überhaupt kein merklicher Erfolg, weder im positiven noch im negativen Sinne, zu beobachten ist. Stärkere Ströme bewirken in solchem Falle gewöhnlich einsinnig negative Ablenkungen, die jedoch meist eine auffallend geringe Grösse zeigen und gewöhnlich von einer starken positiven Nachschwankung nach Beendigung der Reizung gefolgt erscheinen.

Auffallend geringe galvanische Wirkungen oder gänzliches Fehlen derselben kommen, wie es scheint, besonders häufig bei Thieren vor, welche vorher längere Zeit bei sehr niedriger Temperatur (0—5° C.) gehalten wurden. Unter gleichen Umständen tritt in anderen Fällen die positive Schwankung bei schwacher Reizung besonders deutlich und stark hervor. Im Uebrigen gestalten sich jedoch die Versuchsresultate an Präparaten verschiedener, scheinbar gleich beschaffener Krebse überaus wechselnd und mannigfaltig. In einzelnen Fällen gelang es, durch sehr starke Curaredosen bei beliebigen Reizstärken nur einsinnig positive Wirkungen zu erzielen, obschon sich der Muskel noch bei jeder stärkeren Reizung tetanisch verkürzt und daher von einer irgend vollständigen Curarewirkung nicht die Rede sein kann. Immerhin findet man auch sonst nach Curarevergiftung die positive Schwankung im Vergleich zu normalen Präparaten stärker entwickelt, wenngleich Ablenkungen im Sinne einer negativen Schwankung bei grösserer Reizstärke noch hervortreten.

In der Folge ist es mir aber gelungen, rein einsinnige, positive Wirkungen durch Anwendung eines einfachen Kunstgriffes zu erzielen, indem durch Ermüdung des Schliessmuskels in Folge einseitiger Inanspruchnahme seiner Leistungen die Erfolge der Reizung der motorischen Antheile des Scheerennerven möglichst herabgedrückt wurden.

Es gelingt bei frischen, möglichst lebhaften Krebsen leicht und in verhältnissmässig kurzer Zeit, den Schliessmuskel so weit zu ermüden, dass eine willkürliche oder reflectorische Contraction desselben nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise möglich ist. Man darf sich nur die Mühe nicht verdriessen lassen, durch beständig fortgesetzte Reizung des Thieres (Einschieben fester Körper und des

Fingers zwischen die Scheerenbranchen) möglichst oft wiederholte, kräftige Contractionen des betreffenden Muskels anzuregen. Die Anfangs sehr bedeutende Kraft und Ausdauer desselben erlahmt dann überraschend bald; es werden immer längere Ruhepausen erforderlich, um den Krebs zu abermaliger, wirksamer Schliessung der Scheeren zu veranlassen, und schliesslich gelingt dies selbst durch die schmerzhaftesten Eingriffe nicht mehr.

Wird nun ein so ermüdetes Präparat in der oben angegebenen Weise auf seine elektromotorische Wirksamkeit während der Reizung geprüft, so zeigt sich ausnahmslos, dass jede Spur einer negativen Schwankung fehlt, während starke positive Ablenkungen jede überhaupt wirksame, tetanische Erregung des Nerven begleiten. Die Wirkung beginnt an verschiedenen Thieren bei einer ziemlich wechselnden Stromstärke, nimmt dann bei Annäherung der Rollen des Schlittenapparates bis zu einer gewissen Grenze zu, um bei weiterer Steigerung der Reizstärke in der Regel wieder etwas abzunehmen, was vielleicht zum Theil noch als eine Interferenzwirkung der beiden gegensinnigen Reizerfolge gedeutet werden kann, wofür unter Anderem auch der Umstand spricht, dass bei geringeren Graden der Erschöpfung des Schliessmuskels alle nur möglichen Uebergänge zwischen doppelsinnigen Wirkungen mit vorwiegend positiven Ablenkungen, deren Grösse mit wachsender Stromstärke abnimmt, und rein positiver Schwankung vorkommen.

Die mehrfach betonte Unabhängigkeit der galvanischen Reizerfolge von gleichzeitigen Gestaltveränderungen des Muskels ergiebt sich aus den in Rede stehenden Versuchen mit zweifelloser Sicherheit. In sehr vielen Fällen treten an ermüdeten Präparaten bei starker künstlicher Reizung vom Nerven aus noch mechanische Erfolge ein, die sich durch Verkürzung des Schliessmuskels äussern, welche dann aber nicht von einer negativen, sondern stets von einer positiven Schwankung des Muskelstromes begleitet erscheint. In anderen Fällen wieder fehlen Gestaltveränderungen des Muskels selbst bei stärkster Reizung, während demungeachtet die positive Schwankung in scheinbar unverminderter Stärke hervortritt. Ich hatte Gelegenheit, dieselbe Erscheinung auch einmal an einem Schliessmuskelpräparate von einem Krebs zu beobachten, dessen sämmtliche Muskeln offenbar pathologisch verändert waren und weisslich getrübt, wie gekocht aussahen. Nach der in der früher angegebenen Weise herbeigeführten Ermüdung contrahirten sich die Schliessmuskeln der Scheeren selbst bei Reizung des Nerven mit übergeschobenen Rollen auch nicht spurweise, obschon die positive Schwankung des Muskelstromes sehr stark ausgeprägt war. Es ergiebt sich daher aus den Versuchen mit voller Bestimmtheit, dass eine positive Schwankung des Muskelstromes als Folgewirkung der Reizung des Nerven nicht nur dann eintreten kann, wenn der tonisch verkürzte Muskel erschlafft, sondern auch, wenn er im tonusfreien Zustande keinerlei Gestaltveränderungen bei der Reizung erkennen lässt oder sich dabei sogar verkürzt.

Bezüglich des zeitlichen Verlaufes der positiven Schwankung ist zu erwähnen, dass der Beginn der Ablenkung in der Regel mit dem Anfang der Reizung zusammenfällt, worauf das Scalenbild bei anhaltendem Tetanisiren des Nerven zunächst einige Zeit in maximaler Ablenkung verharrt, um bei Oeffnung des Reizkreises mit abnehmen-

der Geschwindigkeit der Ruhelage sich zu nähern, die es jedoch, wenigstens bei den ersten Reizungen, nicht vollständig wieder erreicht, so dass der Muskelstrom in Folge der Nervenreizung zunächst dauernd zunimmt.

Bewahrt man ein Präparat, das sich in jenem Zustande der Ermüdung befindet, wo jede wirksame Reizung nur zu einer positiven Schwankung des Muskelstromes führt, bei niederer Temperatur länger auf, und prüft man von Zeit zu Zeit den Erfolg der Nervenreizung, so findet man, dass die Ablenkungen unter sonst gleichartigen Bedingungen, bei gleichem Rollenabstand und gleicher Schliessungsdauer allmählich geringer werden und unter Umständen sogar ihre Zeichen wechseln, indem bei starker Reizung wieder eine schwache negative Schwankung entweder als Vorschlag zu einer stärkeren, positiven Ablenkung oder auch allein hervortritt. Es vermag sich daher ein ermüdetes Muskelpräparat bei längerer Ruhe dem normalen, durch die Doppelsinnigkeit der galvanischen Reizerfolge charakterisirten Zustande bis zu einem gewissen Grade wieder zu nähern. Die erwähnten Veränderungen sind unabhängig von der gleichzeitigen Abnahme des Muskelstromes, die man durch nachträgliche weitere Verletzung bisher noch unversehrter Theile des Muskels leicht auszuschliessen vermag. Wenn es, wie die vorstehend mitgetheilten, leicht zu bestätigenden Thatsachen zeigen, gelingt, den Schliessmuskel der Krebsscheere einerseits durch anhaltende, erschöpfende Thätigkeit von Seite des Centralorganes und andererseits, wenn auch minder sicher, durch Vergiftung mit Curare in einen Zustand zu versetzen, wo derselbe bei tetanisirender Reizung des zugehörigen Nerven nur positive Schwankung des Muskelstromes zeigt, ist es noch viel leichter, diese letztere Wirkung gänzlich auszuschliessen und bei sonst gleicher Versuchsanordnung nur einsinnig negative Schwankungen zu erzielen. Es ist dies leicht begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass die negativen Wirkungen schon unter normalen Verhältnissen beträchtlich überwiegen und die entgegengesetzten positiven nur während eines sehr beschränkten Intervalles der Reizscala rein hervortreten lassen, weiterhin aber vollständig decken.

Um nun diese letzteren auch schon bei schwacher Reizung ganz zu unterdrücken, genügt es in der Regel, die Versuchsthiere vorher während mehrerer Stunden in Wasser von 20—25° C. zu halten oder auch die abgeschnittenen Scheeren längere Zeit (etwa 1 Stunde) bei gewöhnlicher Zimmertemperatur im feuchten Raume liegen zu lassen. Der Schliessmuskel zeigt dann in Bezug auf die bei Nervenreizung zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen ein gerade entgegengesetztes Verhalten, wie nach anhaltender Thätigkeit.

Während der Muskel dann sowohl bei schwächster wirksamer Reizung der Nerven wie auch bei Anwendung der stärksten Ströme immer nur eine einsinnig negative Schwankung beobachten lässt und sich daher dann wie alle anderen bisher untersuchten, willkürlichen, quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere verhält, treten andernfalls an demselben Muskel unter gleichen Bedingungen der Reizung und Ableitung gerade gegentheilige elektrische Veränderungen ein, die sich durch eine positive Schwankung des Demarcationsstromes äussern, und für welche es bisher nur noch am Herzmuskel der Wirbelthiere eine Analogie zu geben scheint.

Beiderlei gegensinnige Schwankungen des Muskelstromes zeigen, wenn sie unter den eben erwähnten Bedingungen als alleiniger Reizerfolg auftreten, sowohl in Bezug auf ihre Stärke, wie auch hinsichtlich des zeitlichen Verlaufes einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten, welche für die Deutung der Erscheinungen nicht ohne Belang sind. Vor Allem fällt auf, dass im einen wie im andern Falle die Grösse der am Galvanometer zu beobachtenden Ablenkungen fast immer viel bedeutender ist, als unter möglichst gleichartigen Bedingungen bei einem ganz normalen frischen Präparate eines „Kaltkrebses". Während hier die Ausschläge im einen oder andern Sinne nur selten mehr als 50 Scalentheile betragen, gehören an einem ermüdeten Schliessmuskel positive Ablenkungen von 100 Scalentheilen und noch bedeutendere negative Wirkungen an Präparaten von Warmkrebsen zu den häufigen Befunden. Eine sehr auffallende Thatsache ist ferner am normalen Schliessmuskel das rasche Zurückschwingen des im Sinne einer negativen Schwankung abgelenkten Magneten bei Fortdauer einer stärkeren Reizung, obschon, wie leicht nachzuweisen ist, die tetanische Zusammenziehung des Muskels bei Weitem länger anhält. Nicht selten überschreitet dann das Scalenbild sogar den Nullpunkt und bleibt im Sinne einer entgegengesetzten, positiven Schwankung abgelenkt. Ein vorher erwärmtes Präparat verhält sich in dieser Beziehung wesentlich verschieden: die negative Schwankung erreicht hier rasch ihren grössten Werth und zeigt bei Fortdauer der Nervenreizung nur eine geringe Abnahme. Erst bei Oeffnung des Reizkreises kehrt der Magnet in die Ruhelage zurück. Die Erscheinung verläuft also in diesem Falle ähnlich, wie bei quergestreiften Wirbelthiermuskeln.

Es wurde schon oben erwähnt, dass die positive Schwankung des ermüdeten Schliessmuskels Anfangs in der Regel zu einer dauernden Verstärkung des Demarcationsstromes führt, während sie sich weiterhin, bei öfter wiederholter Reizung jedes Mal langsam, aber vollständig ausgleicht. Eine negative Nachschwankung, wie sie häufig an stark curarisirten Präparaten beobachtet wird, fehlt regelmässig am ermüdeten Muskel.

Die nächstliegende Frage, welche sich an das Auftreten der positiven Schwankung bei indirecter, tetanisirender Reizung des Schliessmuskels knüpft, ist die, ob es sich hier um eine ähnliche discontinuirliche Zustandsänderung der Muskelsubstanz handelt, wie bei der die Erregung sonst begleitenden negativen Schwankung. Leider ist es mir nicht gelungen, diese Frage mit Hülfe eines Nerv-Muskel-Präparates vom Frosche zu entscheiden, da es auch unter den günstigsten Umständen nicht möglich scheint, secundäre Zuckung oder secundären Tetanus vom Schliessmuskel aus zu erhalten.

Die Untersuchung der betreffenden Erscheinungen mittels des Capillarelektrometers, zu der ich bisher nicht Gelegenheit fand, dürfte wohl auch hier zum Ziele führen.

Die hier mitgetheilten Untersuchungsergebnisse gestatten nun mit Rücksicht auf andere, später zu erörternde Beobachtungen an demselben Präparate eine Deutung, welche sich unmittelbar an die oben erwähnte Auffassung Gaskell's anlehnt. Berücksichtigt man, dass der Schliessmuskel der Krebscheere nachweislich von zwei functionell verschiedenen, hemmenden und erregenden (Assimilirungs- und Dissimilirungs-) Nerven versorgt wird, welche bei ihrer Erregung entgegen-

gesetzte Zustandsänderungen der Muskelsubstanz herbeiführen, die sich einerseits durch gegensinnige Gestaltveränderungen, andererseits aber durch gegensätztliche elektromotorische Wirkungen äussern können, so würde man anzunehmen haben, dass der bei nicht zu geringer Intensität des künstlichen, auf den Nerven wirkenden Reizes zu beobachtende galvanische Erfolg in der Regel das Resultat des Zusammenwirkens von zwei gegensätzlichen, gleichzeitig angeregten Processen ist, deren wechselseitiges Verhältniss einerseits von der Stärke der Reizung, andererseits aber von dem jeweiligen Zustande des Muskels abhängig erscheint.

Zu Gunsten der Annahme einer versteckten Doppelsinnigkeit der galvanischen Reizerfolge auch in dem Falle, wo, wie bei starker Reizung des normalen Schliessmuskels, thatsächlich nur einsinnige negative Ablenkungen beobachtet werden, spricht vor Allem deren überaus wechselnde Grösse unter annähernd gleichen Versuchsbedingungen. Es erklärt sich dann auch ohne Weiteres die auffallende Thatsache, dass gerade an frischen, sehr lebenskräftigen Thieren entnommenen Präparaten die galvanischen Wirkungen der Reizung oft sehr geringfügig erscheinen und bei einer gewissen mittleren Stromstärke gänzlich fehlen können. Es wird dies immer dann der Fall sein müssen, wenn die beiden entgegengesetzten Processe sich in Bezug auf die dadurch bewirkten elektrischen Veränderungen des Muskels gerade aufheben. Endlich stehen auch die früher erwähnten doppelsinnigen Wirkungen und Interferenzerscheinungen (die positive Nachschwankung und das Oscilliren des Magneten um eine neue Gleichgewichtslage) mit der obigen Annahme im Einklang. Wenn es sich darum handelt, die einsinnigen, aber entgegengesetzten Wirkungen sehr schwacher und stärkster Reizung zu erklären, so würde ersterenfalls eine leichtere Anspruchsfähigkeit der hemmenden (assimilirenden), andererseits ein Ueberwiegen der durch die erregenden (dissimilirenden) Fasern im Muskel ausgelösten Processe anzunehmen sein.

Es muss ferner noch der Umstand besonders hervorgehoben werden, dass es, wie die Erfahrung lehrt, durch künstliche Reizung des Nervenstammes niemals gelingt, jenen Ermüdungszustand des Muskels, in welchem sich derselbe durch eine besondere Disposition für die positiven galvanischen Erfolge auszeichnet, herbeizuführen, während der Versuch niemals fehlschlägt, wenn die Ermüdung durch natürliche Erregung des Nerven von Seite des Centralorganes bewirkt wird. Dieser Unterschied wird begreiflich, wenn man annimmt, dass letzterenfalls die erregenden Fasern allein oder doch vorwiegend in Anspruch genommen werden, während bei künstlicher Reizung nothwendig immer beide Faserarten zugleich erregt werden, so dass die im einen und im andern Falle resultirenden Zustandsänderungen des Muskels auch entsprechend verschieden sein müssen.

Besonderer Nachdruck muss endlich auch auf die Thatsache gelegt werden, dass bei indirecter Reizung des Schliessmuskels die galvanischen Wirkungen keineswegs in so naher Beziehung zu den mechanischen Reizerfolgen stehen, wie dies auf Grund zahlreicher Erfahrungen an Nerv-Muskel-Präparaten von Wirbelthieren anzunehmen ist. Es macht sich vielmehr, wie gezeigt wurde, eine sehr weitgehende

Unabhängigkeit beider bemerkbar, indem ungeachtet kräftiger Contraction des Muskels der galvanische Erfolg der Reizung unter Umständen nur in geringem Maasse, wenn auch im richtigen Sinne (als negative Schwankung) entwickelt erscheint, in anderen Fällen aber gänzlich fehlen kann oder sogar als positive Schwankung hervortritt. Diese Thatsache nöthigt mit Rücksicht auf die vorstehenden Erörterungen zu der Annahme, dass das gegenseitige Verhältniss der beiden im Muskel gleichzeitig angeregten Processe in Bezug auf den mechanischen Erfolg der Reizung einen anderen Werth besitzen kann, als in Bezug auf die elektromotorischen Wirkungen, indem dort die Folgen der Erregung, hier aber die der gleichzeitigen Hemmung überwiegen, resp. allein zum Ausdruck gelangen.

Es sei hierbei auf die Analogie hingewiesen, welche zwischen diesem Verhalten des Schliessmuskels und Beobachtungen von Fano am Herzmuskel der Schildkröte zu bestehen scheint, wo ebenfalls keine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Gestaltveränderungen des Muskels und den gleichzeitig zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen besteht (66).

IV. Die secundär elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln.

An Muskeln (wie auch Nerven, elektrischen Organen und wohl überhaupt an irritablem Plasma) treten im Gefolge elektrischer Durchströmung gewisse elektromotorische Wirkungen hervor, welche sich den Actionsströmen auf's Innigste anschliessen und gewissermaassen nur eine besondere Erscheinungsweise derselben darstellen. Schon 1834 entdeckte Peltier, dass länger durchströmte Froschgliedmaassen, sowie isolirte Muskeln, ja Stücke von solchen einen Strom im umgekehrten Sinne entwickeln. Er deutete dies darauf, dass an den Grenzflächen zwischen thierischen Theilen und zuleitender Flüssigkeit, wie an einer metallischen Zwischenplatte, Sauerstoff und Wasserstoff ausgeschieden werden.

Du Bois-Reymond (67), der die Untersuchung dieser Verhältnisse später wieder aufnahm, glaubte sich überzeugt zu haben, dass der secundäre Strom (Nachstrom), wenn überhaupt, so doch nicht ausschliesslich von den an den Polen ausgeschiedenen Jonen abhängig ist, sondern auch von den dazwischen gelegenen Strecken ausgeht, indem er jeden beliebigen Abschnitt der intrapolaren Strecke eines längsdurchströmten Muskels nach Oeffnung des polarisirenden Stromes in gleichem Sinne elektromotorisch wirksam fand; er vertrat demzufolge die Ansicht, dass es sich hier hauptsächlich um sogenannte „innere Polarisation“ handelt.

Zahlreiche anorganische und organische poröse, mit einem Elektrolyten getränkte Körper besitzen in der That die Fähigkeit, negative innere Polarisation anzunehmen. Der polarisirende Strom theilt sich dann zwischen der schlechter leitenden, tränkenden Flüssigkeit und dem porösen Gerüst, wobei das letztere durch ausgeschiedene Jonen polarisirt wird. „Jedes der unzähligen Zwischenplättchen wirkt nun elektromotorisch im umgekehrten Sinne von dem, in welchem es durchflossen wurde.“ Aus der Superposition aller dieser Partialströme

geht dann der durch den angelegten Bogen sich ergiessende Stromzweig hervor. Jede gleich lange Strecke eines solchen regelmässig gestalteten (etwa prismatischen oder cylindrischen) Körpers wirkt im Allgemeinen nach der Durchströmung gleich stark secundär elektromotorisch. Es zeigte sich jedoch bald, dass durchströmte lebende Muskeln sich in dieser Beziehung ganz wesentlich verschieden verhalten, wie todte organische oder anorganische Körper, vor allen Dingen in dem Punkte, dass neben den negativen unter Umständen auch positive Nachströme auftreten. Um die Polarisationserscheinungen an Muskeln zu untersuchen, bediente sich Du Bois-Reymond in der Regel der gehörig ausgespannten Musculi gracilis und semimembranosus. Je ein Paar unpolarisirbarer Elektroden dienten einerseits zur Zuleitung des polarisirenden Stromes, andererseits zur Ableitung des Polarisationsstromes. Die letzteren wurden in der Regel zwischen jenen innerhalb der intrapolaren Strecke angelegt. Durch eine besondere Vorrichtung war es möglich, die „Schliessungszeit", d. i. die Zeit, während welcher der polarisirende Strom durch das Polarisationsobject gesandt wird, von 0,001—20 Sekunden zu verändern. Dieselbe Vorrichtung vermittelte zugleich die Schliessung des Bussolkreises nach Oeffnung des Kettenkreises nach möglichst kurzer und immer gleicher Zeit.

Die secundär elektromotorischen Wirkungen, welche unter den erwähnten Versuchsbedingungen an Muskeln beobachtet werden, hängen nun sehr wesentlich ab von der Dichte und Dauer des primären Stromes, und erscheinen wegen der beständigen Interferenz negativer und positiver Wirkungen zunächst sehr verworren. „Bei Stromdichten unter der von zwei Grove und bei ganz kurzer Schliessungszeit erscheint überhaupt keine an der Bussole bemerkbare Polarisation. Die ersten Spuren, welche man bei einem Daniell und einer Sekunde Schliessungszeit auftreten sieht, sind negativ. Die ersten positiven Spuren dagegen kommen erst bei zwei Grove und ungefähr 0,3 Sek. Schliessungszeit zum Vorschein."

Bei wachsender Schliessungszeit sah Du Bois-Reymond die positive Polarisation rasch ein Maximum erreichen, um dann langsamer abzunehmen und in negative Polarisation überzugehen, welche dann ihrerseits bis zu einem Maximum zunimmt. Als „kritische" Schliessungszeit bezeichnet Du Bois-Reymond jene, bei welcher die positive Polarisation in die negative übergeht. Die stärkste positive Polarisation wurde bei diesen Versuchen durch 0,075 Sek. lange Schliessung von 20 Grove (!), die stärkste negative Polarisation bei 10 Minuten langer Schliessung eines Grove beobachtet. Kurz dauernde Stromstösse (Inductionsschläge) erzeugen stets nur positive Polarisation.

Sowohl die positive als auch die negative Polarisation sind sehr nachhaltig und überdauern unter Umständen die Oeffnung des polarisirenden Stromes um 20 Minuten und mehr. Erfolgte diese letztere um die kritische Zeit, so beobachtete Du Bois-Reymond nicht selten doppelsinnige Ablenkungen, und zwar meist zuerst negativer, dann positiver Polarisation entsprechend. Es hat dies Verhalten seinen Grund in dem Umstande, dass vom Augenblick der Schliessung an stets beide Polarisationen gleichzeitig vorhanden sind, aber nach verschiedenen Gesetzen wachsen, „indem die negative Polarisation mehr der Schliessungszeit proportional zunimmt, die positive zuerst schnell, dann langsam ansteigt".

Durch Versuche, bei welchen abwechselnd die obere und untere Hälfte regelmässiger Muskeln durchströmt und auf ihren Polarisationszustand geprüft wurde, hielt es ferner Du Bois-Reymond für erwiesen, dass „die obere Hälfte in aufsteigender, die untere in absteigender Richtung stärkere positive Polarisation zeigt".

Abgestorbene Muskeln zeigen zwar noch Spuren negativer innerer Polarisirbarkeit, die erst durch Kochen ganz vernichtet werden; positive Polarisation kommt dagegen ausschliesslich nur lebenden Muskeln zu.

Du Bois-Reymond gelangt zu dem Schlusse, „dass in den positiv-polarisirbaren Gebilden nicht dem primären Strome gleichgerichtete elektromotorische Kräfte erzeugt, sondern dass die Träger schon vorhandener elektromotorischer Kräfte (elektromotorische Molekeln) dem primären Strome gleichgerichtet werden".

Wie wenig jedoch auch diese Befunde geeignet sind, der Molekulartheorie als Stütze zu dienen, ergiebt sich sehr schlagend aus den späteren Untersuchungen von Hering und Hermann (68 und 69).

Hering lieferte in überzeugender Weise den Beweis, dass von einer inneren positiven oder negativen Polarisation längsdurchströmter Muskeln im Sinne Du Bois-Reymond's zunächst überhaupt nicht die Rede sein könne, indem der wesentliche Sitz der durch den Reizstrom bedingten elektromotorischen Veränderungen diejenigen Stellen der contractilen Substanz sind, an welchen der Strom ein- und austritt (die physiologischen Pole), so dass die nahe Beziehung zwischen diesen Erscheinungen und den polaren Stromeswirkungen unverkennbar hervortritt.

Wenn im Sinne früherer Auseinandersetzungen jede Veränderung der chemischen Thätigkeit in irgend einem Theil der Muskelfaser die allgemeine Bedingung für das Auftreten elektromotorischer Wirkungen ist, so lässt sich von vornherein erwarten, dass bei Durchströmung eines parallelfaserigen Muskels die an der physiologischen Kathode und Anode voraussichtlich eintretende Alterirung des Chemismus der contractilen Substanz zur Entstehung von Spannungsdifferenzen führen dürfte, welche sich verrathen müssten, wenn das eine oder andere alterirte Muskelende mit einer Stelle der im Uebrigen unverändert gebliebenen Muskeloberfläche ableitend verbunden wird. Die Resultate, zu welchen Hering durch derartige Versuche am Musculus sartorius des Frosches gelangte, entsprechen in der That durchaus dieser Voraussetzung.

Wird der genannte Muskel bei mässiger Spannung fixirt und von den beiderseits belassenen Knochenstümpfen her durchströmt, so zeigt sich bei Ableitung von dem einen oder anderen Sehnenende und einem Punkte der Längsoberfläche der vor der Durchströmung gemessene Muskelstrom nach der Oeffnung des Reizstromes wesentlich verändert und je nach der Richtung, Stärke und Dauer des letzteren und Stärke und Richtung des anfänglichen Muskelstromes vermehrt, vermindert, ganz verschwunden oder umgekehrt. Hat man den Muskelstrom zuvor compensirt, so erhält man den positiven oder negativen Zuwüchsen des Muskelstromes entsprechende „Polarisationsströme", welche positiv oder negativ, d. i. dem Reizstrom gleich oder entgegengesetzt gerichtet sein können. Da dieselben ihre wesentliche Quelle an den anodischen und kathodischen Stellen der Muskelsubstanz haben, so unterscheidet Hering eine anodische und kathodische

Polarisation. Die erstere kann je nach der Stärke und Dauer des Reizstromes sowohl positiv als negativ sein, die letztere ist in der grossen Mehrzahl der Fälle nur negativ.

Sehr schwache Ströme geben am frischen Muskel, sofern sich nur das anodische Sehnenende und ein etwa der Mitte entsprechender Punkt der Längsoberfläche im Bussolkreise befinden, bei kurzer Schliessungsdauer stets einen negativen Polarisationsstrom. Mit stärkeren Reizströmen erhält man dagegen bei nicht allzu kurzer Schliessungsdauer immer nur positive Polarisation, die um so stärker wird, je stärkere Ströme man anwendet, und schliesslich selbst die stärkste negativ-anodische Polarisation bei Weitem übertrifft.

Sehr starke Ströme geben selbst bei möglichst kurzer Schliessungszeit sofort positive Polarisation, während schwächere bei kurzer Schliessungszeit noch negative oder doppelsinnige (erst negative, dann positive) Polarisation und erst nach längerem Geschlossenbleiben rein positive Polarisation geben. Ganz analog den starken Strömen bei kürzester Schliessungsdauer verhalten sich auch Inductionsströme, indem sie nur positive anodische Polarisation geben.

Alle diese Polarisationserscheinungen (Nachströme) fehlen vollständig oder treten nur spurweise auf, wenn beide ableitende Bussolelektroden der Längsoberfläche des Muskels anliegen, ohne dem einen oder anderen Muskelende zu nahe zu kommen.

Da nach der Hermann'schen Alterationstheorie erregte Muskelsubstanz sich in Bezug auf nicht erregte negativ verhält, so kann es, wenn man die Bedingungen und das Verhalten der Oeffnungserregung des Muskels berücksichtigt, nicht zweifelhaft sein, dass die positive anodische Polarisation als Ausdruck derselben zu gelten hat, indem „der durch die Veränderungen der anodischen Stellen der contractilen Substanz bedingte positive Polarisationsstrom ein Actionsstrom ist, erzeugt durch die von der Anode ausgehende Oeffnungserregung, ein Actionsstrom, der sich allerdings wesentlich anders verhält, als die bisher allein besprochenen, durch Schliessungsreize bewirkten Actionsströme.

In dieser Beziehung ist insbesondere die lange Dauer der Negativität der anodischen Stellen bemerkenswerth, die sich jedoch leicht aus dem Umstande erklärt, dass die Oeffnung eines Kettenstromes unter Umständen zu einer lang andauernden Erregung (Oeffnungsdauercontraction) des Muskels führt. Dieselbe klingt allmählich ab, indem sie sich mehr und mehr auf die anodischen Stellen des Muskels zurückzieht. Aber auch dann, wenn es, wie bei Anwendung schwächerer oder kurz dauernder stärkerer Ströme, nicht zu einer sichtbaren Oeffnungsdauercontraction oder nicht einmal zu einer Oeffnungszuckung kommt, steht nichts im Wege, den beobachteten positiven Polarisationsstrom als den Ausdruck der einige Zeit andauernden Oeffnungserregung anzusehen, da sich ein geringer Grad von Contraction überhaupt nur schwer oder gar nicht nachweisen lässt, insbesondere wenn sich dieselbe auf die unmittelbare Nähe der anodischen oder kathodischen Muskelstellen beschränkt und da ausserdem Negativität als Ausdruck der Erregung vorhanden sein kann ohne jede Spur von Contractionserscheinungen.

Hermann weicht in seiner Auffassung der positiv-anodischen Nachströme nur insofern von Hering's Anschauung ab, als er, ausgehend von der Annahme eines interpolaren Elektrotonus, den Oeffnungsactionsstrom in der ganzen anelektrotonischen Muskelstrecke entstehen lässt. Es wurde dagegen schon früher gezeigt, dass, wenn man nicht übermässig starke Ströme anwendet, alle in ihrer Gesammtheit als „Elektrotonus" zu bezeichnenden Veränderungen allein auf die physiologischen Elektrodenstellen beschränkt sind.

Hinsichtlich der kathodischen Polarisation ist zu bemerken, dass dieselbe fast ausnahmslos am quergestreiften Muskel negativ gefunden wird. Sie wird bei Ableitung des durchströmten Sartorius vom kathodischen Muskelende und der Muskelmitte und bei Anwendung sehr schwacher Ströme erst nach einer Schliessungszeit von mehreren Sekunden merklich, und nimmt stetig zu bei Steigerung der Stromstärke und der Schliessungszeit. Vergleicht man sie mit den positiv-anodischen Nachströmen, welche man bei derselben Stärke des Reizstromes und derselben Stromesdauer am gleichen Muskelende erhält, so sieht man die letzteren bald viel stärker werden, als die ersteren. Bei sehr starken Strömen und langer Schliessungsdauer kann die negative kathodische Polarisation so stark werden, wie etwa der ebenfalls abterminale Muskelstrom, welcher sich zeigt, wenn man bei unveränderter Lage der Bussolelektroden das betreffende Ende des Muskels abgetödtet hat. Inductionsströme geben ebenfalls negative kathodische Polarisation, welche aber wesentlich schwächer ist, als die positiv-anodische Polarisation, wie sie von gleichstarken Inductionsströmen an demselben Muskel (Sartorius) bewirkt wird. Das allgemeine Ergebniss ist also, dass mit wachsender Stärke und Dauer des Reizstromes die kathodische Muskelgegend (physiologische Kathode) zunehmend negativer im Vergleich mit der Muskelmitte wird. Würde es sich diesfalls um eine der physikalischen, inneren Polarisation gleichwerthige Erscheinung handeln, so müsste, wie schon früher erwähnt wurde, der negative Polarisationsstrom bei beliebiger Ableitung innerhalb der interpolaren Strecke in annähernd gleicher Stärke hervortreten, was jedoch, wie Hering zeigte, niemals der Fall ist. Vielmehr wird, wenn die beiden Bussolelektroden an der Grenze zwischen dem oberen und mittleren Drittel des Sartorius angelegt werden, während der Reizstrom wie früher durch die Knochen zugeleitet wird, entweder gar kein Polarisationsstrom beobachtet, oder er ist im Vergleich zu der anodischen und kathodischen Polarisation so geringfügig, dass man ihn füglich vernachlässigen durfte. Die relativ schwachen Wirkungen, welche man in der interpolaren Strecke bei Anwendung sehr starker Ströme und langer Schliessungszeit zu beobachten Gelegenheit hat, lassen sich hinreichend bei Berücksichtigung des Umstandes erklären, dass die polaren Stellen des Muskels niemals ausschliesslich auf die Muskelenden beschränkt sind, was unter Anderem schon dadurch bedingt wird, dass der Sartorius nicht selten kurze Fasern enthält, die im Verlaufe des Muskels endigen, beziehungsweise beginnen. Andererseits bedingt selbstverständlich das Auftreten der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction Ungleichartigkeiten der einzelnen Theile der interpolaren Strecke. Es liegt daher vorläufig kein genügender Anlass vor, eine innere Polarisation der Muskelsubstanz im Sinne Du Bois-Reymond's anzunehmen.

Vielmehr lassen sich auch alle Erscheinungen der negativen kathodischen Polarisation durch die chemische Alterirung (Erregung bezw. locale Ermüdung) der Gesammtheit aller kathodischen Faserstellen erklären.

Daran können auch neuere Versuche von Du Bois-Reymond nichts ändern, bei welchen am curarisirten Sartorius des Frosches bei Anwendung eines Stromes von 10 Grove'schen Elementen nach einer Schliessungszeit von 15—25 Minuten „in jeder Strecke des Muskels eine secundär-elektromotorische Kraft im ungekehrten Sinne des polarisirenden Stromes" erzeugt wurde, deren Grösse mit der Länge der abgeleiteten Strecke zunimmt. Denn wie sehr durch solche übermässig starke Ströme die Erregungs- und Leitungsbedingungen des Muskels verändert werden, beweist zur Genüge das Auftreten des galvanischen Wogens unter solchen Umständen, sowie jene oft ausserordentlich starke und weit über die intrapolare Muskelstrecke verbreitete Dauererregung in der Umgebung der Anode, die, wie schon erwähnt, auf dem Wirksamwerden secundärer Elektrodenstellen beruht.

Dass aber Versuche, welche unter so abnormen Bedingungen angestellt wurden, das einfache und klare Resultat der Untersuchungen Hering's in keiner Weise zu beeinträchtigen vermögen, dürfte nach dem Gesagten wohl kaum zweifelhaft sein.

In schlagendster Weise wird aber die Thatsache, dass die secundärelektromotorischen Erscheinungen rein polare Wirkungen des Stromes darstellen, durch den Umstand bewiesen, dass Abtödtuug der anodischen beziehungsweise kathodischen Muskelstellen das Zustandekommen sowohl positiv anodischer, wie auch negativ kathodischer Polarisation in ganz gleicher Weise zu hindern vermag, wie bekanntlich die Oeffnungs- und Schliessungserregung. Der negative und insbesondere der positive Polarisationsstrom sind also geknüpft an die Integrität der kathodischen beziehungsweise anodischen Stellen der erregbaren Substanz.

Hermann hebt dies nur mit Rücksicht auf den positiv anodischen Nachstrom an Muskeln hervor und bezeichnet denselben daher allein als einen „irritativen", im Gegensatz zu dem „von wirklicher Polarisation herrührenden" negativen Nachstrom. Er lässt den letzteren, wie Du Bois-Reymond, auf der ganzen interpolaren Strecke und nach partieller Durchströmung auch in den extrapolaren Strecken in Folge einer Polarisation entstehen, die er für gleichwerthig hält mit gewissen, später zu besprechenden Polarisationserscheinungen, welche man an markhaltigen Nerven, sowie an einem von einem Elektrolyten umhüllten, polarisirbaren Draht beobachtet, dessen Hülle ein Strom zugeleitet wird. Er findet die Erscheinungen an derartigen (Kernleiter-)Modellen in Uebereinstimmung mit den an Muskeln (und Nerven) sowohl interpolar wie auch extrapolar zu beobachtenden Polarisationserscheinungen, indem der „polarisatorische Nachstrom" ersteren Falls dem polarisirenden Strome gegensinnig, letzteren Falls aber gleichsinnig sei.

Es wird auf diese Verhältnisse bei Besprechung der elektrischen Nervenreizung noch näher einzugehen sein; vorläufig möge erwähnt sein, dass, so wenig derartige Wirkungen unter gewissen Bedingungen geläugnet werden sollen, beim Muskel innerhalb gewisser, so zu sagen physiologischer Grenzen der Stromstärke auch der negativ kathodische Nachstrom, wie der positiv anodische als ein „irritativer", auf

rein polaren Stromeswirkungen beruhender Nachstrom bezeichnet werden muss.

Die ursprünglichen, ganz abweichenden Resultate Du Bois-Reymond's sind, wie Hering gezeigt hat, wesentlich dem Umstande zuzuschreiben, dass er sich zweier Muskeln bediente, deren einer gänzlich, der andere wenigstens theilweise von einer sehnigen Inscription durchsetzt wird. Leitet man hier von zwei Punkten der interpolaren Strecke ab, so werden in der Regel zahlreiche anodische und kathodische Stellen zwischen den Fusspunkten des ableitenden Bogens gelegen sein, am meisten natürlich dann, wenn die sehnige, noch dazu sehr schief zur Muskelaxe verlaufende Scheidewand, welche jeden der beiden Muskeln so durchtrennt, dass er gleichsam aus zwei hinter einander liegenden Sondermuskeln besteht, ganz zwischen den beiden Bussolelektroden liegt. Vor der Inscription tritt der Strom aus den Fasern des einen Sondermuskels aus, um hinter derselben wieder in die Fasern des zweiten Sondermuskels einzutreten. Auf der einen Seite der Inscription liegen also unzählige kathodische, auf der anderen gleichviel anodische Stellen, und die einen wie die andern sind Sitz polarer Veränderungen.

Auch hier versuchte Du Bois-Reymond neuerdings vom Standpunkt der Molekulartheorie aus eine andere Deutung zu geben, deren Unzulänglichkeit jedoch zu augenfällig hervortritt, als dass er nicht selbst die grossen Schwierigkeiten hätte erkennen müssen, die auch durch eine ganze Reihe von Hülfshypothesen nicht zu bewältigen waren. Die Polarisationserscheinungen am Gracilis sollen aus der an einem „Thonphantom" (bestehend aus einem in der Mitte zerschnittenen, rundlichen Thonstempel, zwischen dessen beide Hälften die Patellarsehne eines Frosches geklemmt wurde) geprüften Annahme hergeleitet werden, dass „in jedem Flächenelement der Inscription eine axial gerichtete Gegenkraft entsteht". Indessen entsprachen die Beobachtungen dem theoretisch geforderten Verhalten des Muskels nicht in befriedigender Weise, so dass sich Du Bois-Reymond zu der Annahme einer „unechten inneren Polarisation" gedrängt sieht, für welche eine Erklärung überhaupt nicht gegeben wird. Als Sitz der „echten" Polarisation an den Faserenden wird wieder die parelektronomische Schicht oder Strecke bezeichnet. Dieselbe auf negative Schwankung zu beziehen hält aber Du Bois-Reymond für ausgeschlossen, weil „zwischen den mechanischen Reizerfolgen und der Polarisation durchaus keine solche Beziehung obzuwalten scheint, wie sie nöthig wäre, um die Polarisation als Nachwirkung negativer Schwankung oder als negative Schwankung selbst aufzufassen". Dabei wird freilich ganz ausser Acht gelassen, dass ein derartiger vollkommener Parallelismus zwischen den sichtbaren Folgen der Oeffnungserregung und dem positiv anodischen Nachstrom ebensowenig besteht, wobei doch jeder Zweifel über den ursächlichen Zusammenhang gänzlich ausgeschlossen erscheint. Du Bois-Reymond geht aber sogar so weit, das Vorhandensein einer Dauerreguug am Sartorius bei Versuchen zu leugnen, welche in ähnlicher Weise angestellt wurden, wie die Polarisationsversuche. Unter diesen Umständen auf weitere Einzelheiten der erwähnten Abhandlung näher einzugehen, scheint mir daher an dieser Stelle kaum gerechtfertigt, und kann auf die jüngst von Hering gegebene eingehende Kritik derselben verwiesen werden (68).

Auf den ersten Blick könnte man einen Grund für Du Bois-

Reymond's Ansicht und gegen die Auffassung des positiv anodischen Nachstromes als galvanischen Ausdrucks der Oeffnungserregung in dem Umstand erblicken, dass die geschilderten Folgewirkungen der Durchströmung auch im Zustande tiefster Aethernarkose des Muskels in gleicher Weise hervortreten, wenngleich selbst die stärkste Reizung keine Spur sichtbarer Gestaltveränderungen bewirkt. Es scheint daher, dass die örtliche Reactionsfähigkeit des Muskels durch die Narkose nicht in merklichem Grade beeinflusst wird, soweit sich dies durch galvanometrisch nachweisbare Veränderungen zu erkennen giebt, indem sich immer zeigen lässt, dass die Fähigkeit desselben, bei Reizung mit dem elektrischen Strome einen positiv anodischen Nachstrom zu liefern, selbst durch eine lang fortgesetzte Aetherbehandlung nicht nur nicht leidet, sondern zunächst sogar beträchtlich zunimmt, sich dann einige Zeit constant erhält und erst sehr spät merklich abnimmt. Untersucht man in gleicher Weise die negativ kathodische Polarisation des Aethermuskels, so zeigt sich auch diese während der Narkose nicht vermindert.

In beiden Fällen wird jedoch das Zustandekommen des Nachstromes durch Abtödtung der anodischen, resp. kathodischen Faserenden ganz wie unter normalen Verhältnissen beeinträchtigt oder ganz verhindert. An Stelle der positiv anodischen Polarisation beobachtet man dann eine viel schwächere negative Nachwirkung, während von der negativ kathodischen Polarisation unter diesen Umständen selbst bei langer Schliessungsdauer nur Spuren zurückbleiben.

Der Begriff der Erregung erscheint gerade beim Muskel so fest verknüpft mit der Vorstellung der activen Gestaltveränderung oder wenigstens der Möglichkeit einer solchen, dass die Annahme eines Fortbestehens der Erregbarkeit bei gänzlich aufgehobener Contractilität von vornherein auf Schwierigkeiten stösst. Wir sehen allerdings die secundär elektromotorischen Erscheinungen auch an einem unbeweglich ausgespannten Muskel hervortreten, allein hier ist auch noch das Leitungsvermögen und daher auch die negative Schwankung erhalten, und der Muskel würde sich in toto contrahiren, wenn er nicht mechanisch daran verhindert wäre. Der Aethermuskel hat aber nicht nur die Fähigkeit, sich bei Reizung zu verkürzen, vollständig eingebüsst, sondern er ist auch gänzlich leitungsunfähig geworden. Die grosse Mehrzahl der Erfahrungen der Muskel- und Nervenphysiologie berechtigt aber zu der Annahme eines nahen Zusammenhanges zwischen Leitungsvermögen und Erregbarkeit, obschon andererseits Veränderungen beider Functionen durchaus nicht immer gleichen Schritt halten, und die eine Fähigkeit bereits erloschen sein kann, während die andere noch fortbesteht. Es sei in dieser Beziehung nur an die Thatsache erinnert, dass im Verlaufe des Absterbens die bei mechanischer oder elektrischer Reizung hervortretenden Contractionserscheinungen sich mehr und mehr auf die Stelle der directen Reizung beschränken und hier noch sehr energisch auftreten, wenn die Fortleitung schon ganz aufgehoben ist („idiomusculäre Contraction"). Man pflegt dies gewöhnlich darauf zu beziehen, dass bei sinkender Erregbarkeit das Leitungsvermögen der Muskelsubstanz früher als die directe Anspruchsfähigkeit schwindet. Auch im Verlaufe der Aethernarkose macht sich die gleiche Thatsache bemerkbar, indem bei elektrischer Reizung in der Umgebung der Kathode noch immer eine

deutlich sichtbare Contraction eintritt, wenn bei Reizung an einem und Ableitung am anderen Ende bereits jede Spur einer negativen Schwankung des Demarcationsstromes fehlt, das Leitungsvermögen daher so gut wie ganz aufgehoben ist. Unter diesen Umständen war daran zu denken, ob das Fortbestehen der Polarisationserscheinungen nicht etwa darauf zu beziehen ist, dass sowohl die Schliessungs- wie die Oeffnungserregung lediglich auf die äussersten Faserenden des Muskels beschränkt bleiben, deren Verkürzung der Beobachtung ja leicht entgehen konnte. Indessen lässt sich ein derartiges Verhalten selbst bei mikroskopischer Betrachtung des durchströmten Muskels nicht nachweisen, und darf mit Bestimmtheit behauptet werden, dass bei genügend lange fortgesetzter Aetherwirkung jede merkliche Spur einer örtlichen Contraction bei Reizung mit dem elektrischen Strome fehlt, obschon dann die in Rede stehenden Polarisationserscheinungen nach wie vor in unverminderter Stärke beobachtet werden können. Man darf daher wohl bestimmt behaupten, dass das Eintreten der dem Nachströmen zu Grunde liegenden Veränderungen gänzlich unabhängig von dem Erhaltensein der Contractilität und des Leitungsvermögens ist.

Dies schliesst nun aber keineswegs die Zulässigkeit derjenigen Auffassung aus, nach welcher der positiv anodische und negativ kathodische Nachstrom als Folgewirkung der Oeffnungs- und Schliessungserregung zu betrachten sind, sondern lässt sich mit derselben in Einklang bringen, wenn man die Möglichkeit einer örtlich beschränkten Erregung ohne gleichzeitige Gestaltveränderung des Muskels zugiebt. Diese Möglichkeit wird aber um so weniger geläugnet werden können, als derartige Erscheinungen auch unter ganz normalen Verhältnissen vorkommen. Es sei nur an die Thatsache erinnert, dass bei directer elektrischer Reizung des Muskels stets eine Grenze der Reizstärke gefunden wird, unter welcher der Strom zwar keine merklichen mechanischen Reizerfolge mehr auslöst, wohl aber Veränderungen der Muskelsubstanz bewirkt, die sich in anderer Weise, insbesondere durch einen geänderten Erregbarkeitszustand an den Aus- und Eintrittsstellen äussern. So ist ferner auch bekannt, dass, worauf insbesondere Hering aufmerksam machte, die Oeffnungserregung sich mittels des Galvanometers als positiv anodischer Nachstrom unter Umständen erkennen lässt, wo „dieselbe mit dem Auge gar nicht, vielleicht nicht einmal mikroskopisch wahrnehmbar ist". Allerdings handelt es sich hier um Reizungen, welche mit Rücksicht auf die Gestaltveränderungen des Muskels als subliminal bezeichnet werden müssen, während an einem in Narkose befindlichen Muskel selbst die stärkste Erregung keine unmittelbar sichtbare Reaction hervorbringt. Indessen beweisen jene Thatsachen doch, dass die Beziehungen zwischen Contraction und Erregung keine so unmittelbaren sind, wie man vielleicht von vornherein anzunehmen geneigt sein möchte, dass vielmehr indirect nachweisbare Veränderungen der Muskelsubstanz in Folge einer vorhergehenden Reizung eintreten können, ohne gleichzeitig sichtbare Gestaltsveränderungen. Sehr bemerkenswerth bleibt aber in dem Verhalten des ätherisirten Muskels immerhin der Umstand, dass die erwähnten Polarisationserscheinungen während der ganzen Dauer der Narkose keine merkliche Schwächung erkennen lassen. Es spricht dies für eine sehr weitgehende Unabhängigkeit der Erregbarkeit des Muskels von dessen Contractilität und Leitungsvermögen.

Unter diesen Umständen erscheint es von um so grösserem Interesse, dass die Möglichkeit der Erregung auch bei einer ganz andersartigen Veränderung der Muskelsubstanz gegeben erscheint, wobei die Contractilität ebenfalls mehr oder weniger beeinträchtigt ist. Es bestehen dann nicht nur die in Rede stehenden Polarisationserscheinungen fort, sondern es treten auch, falls die betreffenden Veränderungen nur local, an Stelle der directen Reizung, bewirkt werden, Gestaltveränderungen des normalen Muskelabschnittes hervor. Es wurde schon früher erwähnt, dass der quergestreifte Muskel sehr beträchtliche Mengen Wasser aufzunehmen vermag, ohne die Fähigkeit zu verlieren, bei Verletzung elektromotorisch, wie unter gewöhnlichen Verhältnissen, zu wirken. Beschränkt man die Wasserwirkung auf das eine oder andere Ende eines Sartorius, so kann dasselbe durch Quellung hinsichtlich seiner physikalischen Eigenschaften bereits hochgradig verändert erscheinen, ohne sich, wie schon bemerkt wurde, negativ zu dem unversehrten Theil des Präparates zu verhalten. Damit steht in Einklang, dass auch die Erregbarkeit durch den elektrischen Strom zu dieser Zeit nicht merklich beeinträchtigt gefunden wird, wenn man den Muskel derart durchströmt, dass die Stelle der directen Reizung an das veränderte Muskelende zu liegen kommt. Dies ergiebt sich einerseits aus der Vergleichung der Zuckungshöhen, andererseits aus dem Verhalten der secundär-elektromotorischen Erscheinungen vor und nach örtlicher Wässerung. Da nun ausnahmslos durch alle jene Eingriffe, welche zu einer tiefer greifenden Schädigung der chemischen Beschaffenheit der Muskelsubstanz führen, auch bei örtlicher Einwirkung die mechanischen, wie die galvanischen Reizerfolge in gleicher Weise beeinträchtigt werden, falls die Stelle der directen Reizung mit dem geschädigten Muskelende zusammenfällt, so sieht man sich nothwendig zu der Annahme gedrängt, dass in dem hier vorliegenden Falle die Erregbarkeit der gequollenen Faserabschnitte zunächst nicht merklich leidet. Dem gegenüber kann es aber nicht bezweifelt werden, dass die Contractilität derselben in Folge des starreähnlichen Zustandes schon in der ersten Zeit der Wasserwirkung erheblich vermindert sein wird. Wenn man nun demungeachtet unter diesen Umständen nicht nur das Fortbestehen des positiv-anodischen und negativ-kathodischen Nachstromes, sondern auch kräftige Schliessungs- beziehungsweise Oeffnungszuckungen beobachtet, wenn der Strom an dem gewässerten Ende aus- oder eintritt, so muss man nothwendig zu dem Schlusse gelangen, dass für die Erregung des Muskels die Fähigkeit der activen Gestaltveränderung an Stelle der directen Reizung keine nothwendige Vorbedingung darstellt. Es kann daher auch der vollkommene Verlust der Contractilität des ätherisirten Muskels ebensowenig, wie der des Leitungsvermögens, unter gleichen Umständen als ein begründeter Einwand gegen die Deutung der Polarisationserscheinungen, insbesondere aber des positiv-anodischen Nachstromes als Folge der Erregung angesehen werden, und zwar um so weniger, als diejenigen Thatsachen, welche am allerentschiedensten zu Gunsten der genannten Auffassung sprechen, an dem ätherisirten Präparate ganz ebenso wie an einem normalen beobachtet werden können. Dies gilt insbesondere bezüglich der Folgen der Verletzung der Faserenden. Immer lässt sich zeigen, dass durch eine irgendwie bewirkte Abtödtung des anodischen Muskelendes das Zustandekommen des positiven Nachstromes unmöglich gemacht wird.

Als Resultat der vorstehenden Erörterungen ergiebt sich daher der Satz, dass der quergestreifte Muskel durch Einwirkung von Aetherdämpfen in einen Zustand geräth, in welchem er bei Einwirkung eines äusseren Reizes keinerlei direct wahrnehmbare Veränderungen, weder örtlich, noch entfernt von der Reizstelle, erkennen lässt, während dagegen an dieser letzteren galvanisch nachweisbare Veränderungen, und zwar in gleicher Stärke wie vor der Narkose, als Ausdruck der Erregung hervortreten, die sich jedoch in Folge des aufgehobenen Leitungsvermögens nur local zu äussern vermögen.

Mit dem Nachweis der positiv-anodischen und negativ-kathodischen Polarisation quergestreifter Muskeln ist nun aber der Kreis der secundär-elektromotorischen Erscheinungen noch nicht geschlossen. Erinnert man sich der so auffälligen polaren Hemmungswirkungen, welche unter gewissen Umständen nicht nur an tonisch contrahirten glatten, sondern auch an quergestreiften Muskeln unter dem Einflusse des Kettenstromes entstehen, so ist ohne Weiteres klar, dass die Folgen der elektrischen Reizung eines solchen Muskels mit Rücksicht auf die secundär-elektromotorischen Erscheinungen sich unter Umständeu als positiv-kathodischer, beziehungsweise negativ-anodischer Nachstrom geltend machen müssten. In der That, denkt man sich einen parallelfaserigen Muskel in allen seinen Theilen gleichmässig erregt (contrahirt), so würde sich derselbe elektromotorisch ebenso unwirksam nach aussen zeigen, wie im ganz unversehrten Zustande; wird er nun der Länge nach durchströmt, so tritt während der Schliessungsdauer an der Anode eine Erschlaffung durch Hemmung der bestehenden Erregung ein, während an der Kathode eventuell noch eine Zunahme der Contraction erfolgen kann. Nach Oeffnung des Kreises kehrt sich Alles um, und die Hemmung ist nun an der Kathode localisirt. Denkt man sich daher das derselben entsprechende Muskelende mit der Mitte durch einen ableitenden Bogen verbunden, so wird in demselben ein Strom vom Ende zur Mitte, im Muskel daher umgekehrt, d. h. im Sinne des polarisirenden Stromes (also positiv), fliessen (70).

Wie sich die polare Hemmung der Contraction am besten nach Veratrinvergiftung zeigen lässt, so gelingt es mittels derselben auch leicht, die unter dem Einfluss eines elektrischen Stromes eintretenden galvanischen Veränderungen einer abwechselnd ruhenden und erregten Muskelstrecke zu untersuchen. Statt den ganzen Muskel mit Veratrin zu vergiften, erscheint es für den vorliegenden Zweck besser, bloss das eine Ende des Sartorius zu vergiften. Es entsteht dann bei jeder Momentreizung, wie schon an anderer Stelle bemerkt wurde, eine sehr starke und ziemlich lang anhaltende Negativität der vergifteten Strecke. Handelt es sich um das untere Sartoriusende, und schliesst man nach möglichst rascher Compensation des durch eine kurzdauernde Reizung entwickelten Veratrin-Actionsstromes einen absteigend gerichteten Kettenstrom (2 Daniell) für kurze Zeit (1—4 Sekunden), so sieht man ausnahmslos einen mehr oder minder beträchtlichen Rückschwung im Sinne eines gleichgerichteten, also positiven Nachstromes erfolgen, entsprechend einer vorübergehenden oder dauernden Verminderung der Negativität der kathodischen Faser-

enden. Wird die Schliessungsdauer auch nur wenig verlängert, so schlägt die Wirkung bald in ihr Gegentheil um oder wird zum Wenigsten doppelsinnig (positiv mit negativem Vorschlag). Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass der positiv-kathodische Nachstrom in diesem Falle durch eine im Augenblick der Oeffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnde Hemmung der daselbst bestehenden Dauererregung und dadurch bewirkte relative Positivität der betreffenden Faserstellen bedingt wird.

Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, gleichen die Folgeerscheinungen der unter dem Einfluss der Anode während der Schliessungsdauer des Stromes erzeugten Veränderungen der erregten Muskelsubstanz in jeder Beziehung denen, welche man unter denselben Umständen an der Kathode bei Oeffnung des Stromes wahrnimmt. Es gilt dies nicht nur bezüglich der Gestaltveränderungen des Muskels, die sich in beiden Fällen als eine örtlich beschränkte Erschlaffung kennzeichnen, sondern auch hinsichtlich der begleitenden elektromotorischen Erscheinungen, charakterisirt durch relative Positivität der Ein- beziehungsweise Austrittstellen des Stromes, wodurch einerseits ein negativ-anodischer, andererseits ein positiv-kathodischer Nachstrom erzeugt wird. Da die Methode der Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen nur gestattet, die Folgen der elektrischen Reizung nach Oeffnung des polarisirenden Stromes festzustellen, so ist klar, dass, sobald die Bedingungen für die Auslösung deutlicher Oeffnungserregung gegeben sind (also insbesondere bei Anwendung stärkerer Ströme und längerer Schliessungsdauer) der durch dieselbe bedingte positiv-anodische Nachstrom in den Vordergrund treten wird, während der negative Nachstrom nur bisweilen als Vorschlag sich geltend machen kann. Nur in dem Falle, wenn das Zustandekommen der Oeffnungserregung irgendwie erschwert oder verhindert ist, darf man erwarten, stärkere Wirkungen im Sinne eines negativ-anodischen Nachstromes zu beobachten, wie es z. B. der Fall ist an erschöpften Präparaten oder nach Abtödtung der anodischen Faserenden.

Es kann nach dem Gesagten nicht Wunder nehmen, dass Muskeln, welche sich von vornherein in einem dauernden Erregungszustande befinden (tonisch contrahirt sind), dem Strome gegenüber sich sowohl in Bezug auf die sichtbaren Gestaltveränderungen, wie auch hinsichtlich der galvanischen Nachwirkungen ähnlich wie veratrinisirte Muskeln verhalten. So ist ohne Weiteres klar, dass den während der Schliessung an der Anode, nach der Oeffnung an der Kathode, auftretenden Hemmungserscheinungen am contrahirten Herzmuskel, sowie an Holothurienmuskeln Positivität der betreffenden Stellen gegenüber allen anderen entsprechen müsste, und auch am Schliessmuskel von Anodonta, der durch einen starken Tonus ausgezeichnet ist, gehört nach meinen Beobachtungen nicht nur negativ-anodische, sondern auch positiv-kathodische Polarisation zu den regelmässigen Folgewirkungen elektrischer Durchströmung (71).

Handelt es sich um Präparate, welche möglichst tonusfrei (erschlafft) sind, so zeigt sich in der Regel, wie beim quergestreiften Muskel, bei Ableitung vom kathodischen Ende und der Muskelmitte ein Vorherrschen negativer Nachströme, die in Folge des langsamen

Schwindens der Schliessungsdauercontraction sehr nachhaltig sind und immer dann am stärksten erscheinen, wenn auch die Bedingungen für die Schliessungserregung am günstigsten sind. An frischeren, stärker tonischen Präparaten macht sich dagegen ein positiv-kathodischer Nachstrom vorherrschend geltend, der entweder rein hervortreten kann oder von einem negativen Vorschlag eingeleitet wird. In ähnlicher Weise wie die positiv anodische Polarisation zeigt sich auch die positiv-kathodische abhängig von der Stärke und Dauer des Reizstromes, derart, dass sie im Allgemeinen mit beiden zunimmt. Auch besteht zwischen den antagonistischen Polarisationserscheinungen an der Kathode ein ganz ähnliches Wechselverhältniss wie zwischen jenen an der Anode, indem der negative Nachstrom um so mehr in den Hintergrund tritt, je stärker der positive ist, und umgekehrt. In der Regel ist es nicht schwer, in einem gegebenen Falle eine Stromstärke und Schliessungsdauer ausfindig zu machen, wo man auf Seite der Kathode nur einsinnig positive Wirkungen beobachtet. Aber auch dann treten bei wiederholter Reizung mit gleichgerichtetem Strome sehr bald doppelsinnige Ausschläge auf, indem der positive Nachstrom immer schwächer wird, während gleichzeitig die negative Polarisation zunimmt.

Hinsichtlich der anodischen Nachströme besteht eine fast vollkommene Uebereinstimmung zwischen dem monomeren quergestreiften und dem glatten Muschelmuskel, nur dass alle, also auch die galvanischen Folgeerscheinungen der Reizung, erst bei einer viel grösseren Stromesintensität hervortreten als dort. Im Allgemeinen nimmt die negativ anodische Polarisation des Muschelmuskels mit wachsender Stromesintensität zu, doch nur bis zu einer gewissen Grenze, indem sich weiterhin bald ein positiver, rasch wachsender Nachstrom hinzugesellt, so dass zunächst wieder doppelsinnige Ausschläge mit abnehmender negativer Phase und schliesslich rein positive Wirkungen erfolgen. Diese letzteren hängen wie beim quergestreiften Muskel wesentlich mit von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande des Präparates ab, derart, dass sie um so früher, d. i. bei um so geringerer Stromstärke und Schliessungsdauer hervortreten, je erregbarer der Muskel ist. Mit Berücksichtigung aller Eigenthümlichkeiten der positiv-anodischen Polarisation, ihrer Abhängigkeit von dem Erregbarkeitszustande des Präparates, von Stärke und Schliessungsdauer des Reizstromes, ihrer Localisation an der Anode und ihrer grossen Beständigkeit, kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass sie, wie beim quergestreiften Muskel lediglich als Ausdruck der Oeffnungserregung anzusehen ist. Dies spiegelt sich auch in dem Umstande wieder, dass bei ganz frischen, stark tonischen Präparaten die positiv-anodische Polarisation gerade wie die Oeffnungsdauercontraction gegenüber der negativ-kathodischen Polarisation als Ausdruck der Schliessungserregung in den Vordergrund tritt (besonders bei erstmaliger Reizung); auch wird die Entwicklung des positiv-anodischen Nachstromes durch Abtödtung des anodischen Muskelendes wie beim quergestreiften Muskel erschwert oder ganz verhindert.

Nicht das Gleiche gilt hier bezüglich des positiv-kathodischen Nachstromes, der beim quergestreiften wie beim glatten Muskel durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes nicht nur nicht geschwächt, sondern sogar oft nicht unwesentlich verstärkt wird.

Für die Auffassung der positiv-kathodischen Polarisation ist es von Wichtigkeit, dass, wie schon Hering fand, bisweilen auch an ganz frischen Sartorien von R. esculenta und besonders temporaria gleich nach der ersten Reizung mit dem Kettenstrome schwache Ausschläge des Magneten im Sinne eines positiv-kathodischen Nachstromes hervortreten, die unter Umständen auch eine erheblichere Stärke erreichen können. Wesentlich ist hierfür eine gewisse Kürze der Schliessungszeit, da sonst doppelsinnige oder rein negative Wirkungen hervortreten. Nach Abtödtung des der physiologischen Kathode entsprechenden Muskelendes werden diese Wirkungen erheblich verstärkt, und es gelingt dann selbst an weniger empfindlichen Präparaten gewöhnlich leicht, noch ziemlich starke positive Nachströme bei Reizung mit atterminal (admortal) gerichteten Kettenströmen auftreten zu sehen. Man kann daher dieselben auf diese Weise so zu sagen künstlich durch Abtödtung des kathodischen Muskelendes hervorrufen. Da in diesem Falle die Schliessungserregung ganz oder theilweise ausgeschaltet ist, so scheint mir auch, abgesehen von andern Gründen, die neuerdings von Locke (17) versuchte Deutung der positiv-kathodischen Nachströme als Folgewirkungen einer in der Continuität (Mitte) des Muskels länger als am Kathodenende anhaltenden Dauererregung nicht zulässig, zumal ich mich überzeugt habe, dass genau dieselben Wirkungen auch dann hervortreten, wenn die Sartoriuspräparate vorher nicht mit physiologischer Kochsalzlösung behandelt wurden, wodurch nach Locke eine Neigung des Muskels zu tetanischer Contraction bedingt wird.

Nach wie vor erscheint mir bei Berücksichtigung aller Umstände und insbesondere der auffallenden Uebereinstimmung, welche hinsichtlich der Bedingungen des Eintretens und der Erscheinungsweise der positiv-kathodischen Polarisation einerseits am partiell veratrinisirten Muskel und andererseits nach Abtödtung der kathodischen Faserenden des normalen quergestreiften und glatten Muskels besteht, meine ursprüngliche Auffassung als die wahrscheinlichste, der zu Folge es sich hier wie dort um einen bei Oeffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnden, der Erregung entgegengesetzten Zustand und eine dadurch bewirkte relative Positivität der Austrittsstellen des Stromes gegen andere Muskelpunkte handelt.

Dass nach einseitiger Abtödtung der Faserenden eines normalen, regelmässig gebauten Muskels die nächstangrenzenden, erregbaren Querschnitte desselben sich in einem Zustande mehr oder weniger starker Dauererregung befinden, verräth sich oft schon makroskopisch durch die daselbst nachweisbare locale Contraction, welche mittels des Mikroskopes in allen Fällen leicht zu erkennen ist.

Unter dieser Voraussetzung verliert aber das Hervortreten positiv kathodischer Nachströme sofort alles Befremdende; es ergiebt sich vielmehr dann unmittelbar als nothwendige Folge jedes derartigen Eingriffes unter der Voraussetzung einer kathodischen Oeffnungshemmung. Ein solches Präparat verhält sich eben im Wesentlichen nicht anders, wie ein örtlich mit Veratrin behandelter Muskel unmittelbar nach einem Momentreiz.

Es bleibt jetzt nur noch die Frage zu beantworten, wie die positiv-kathodische Polarisation an möglichst unversehrten, stromlosen

Muskeln aufzufassen ist. Der Ansicht von Locke (l. c.), wonach dieselbe auf einem Ueberdauern der Erregung in der Gegend der Muskelmitte an Kochsalzmuskeln beruhen soll, wurde schon oben gedacht. Ich halte dieselbe für ausgeschlossen durch gleichartige Versuche an ganz frischen, nicht benetzten Präparaten.

Man wird aber die positiv-kathodischen Nachströme, welche dann unter Umständen hervortreten, auch nicht ohne Weiteres mit der entsprechenden Erscheinung am unversehrten Muschelmuskel vergleichen dürfen; denn letzterenfalls handelt es sich um ein Gebilde, das sich in allen seinen Theilen im Zustande dauernder (tonischer) Erregung befindet, während dies beim normalen quergestreiften Muskel nicht der Fall ist. Handelt es sich dort nur um die Folgeerscheinungen einer an bestimmten Stellen eintretenden Hemmung der tonischen Erregung und eine dadurch bewirkte relative Positivität jener Stellen, so muss hier nothwendig eine locale Veränderung der „ruhenden" Muskelsubstanz angenommen werden, welche sich im gegebenen Falle durch ein Positivwerden derselben gegenüber anderen, nicht alterirten Faserstellen verräth. Wie sofort ersichtlich ist, kann eine solche Veränderung an der Kathode unter den obwaltenden Umständen nur als Folgeerscheinung der vorhergehenden Schliessungserregung betrachtet werden, durch welche dieselben Faserstellen zweifelsohne zunächst stark negativ wurden, so dass der Gedanke, es handle sich hier so zu sagen um eine Reaction der lebendigen Substanz gegen die vorausgehende Erregung, sich unmittelbar aufdrängt.

Die Resultate, zu denen wir früher bei Erörterung der sichtbaren Folgewirkungen der elektrischen Erregung des Herzmuskels, sowie verschiedener glattmuskeliger Theile (Holothurien und Echinusmuskeln) gelangt waren, gewinnen durch die zuletzt besprochenen secundärelektromotorischen Erscheinungen noch wesentlich an Bedeutung und Beweiskraft. Denn diese gestatten nunmehr mit Sicherheit die Verallgemeinerung derjenigen Folgerungen, zu denen insbesondere die Beobachtungen der Reizerfolge an dem in wechselnden Contractionszuständen befindlichen Herzmuskel führten.

Die Annahme zweier, den polaren Erregungsprocessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, die für den Herzmuskel im Zustand der Systole unabweisbar schien, erweist sich nun, wie gezeigt wurde, auch als diejenige, welche die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des quergestreiften Stammesmuskels in einfachster Weise zu erklären vermag. Dies gilt ebensowohl bezüglich der mechanischen Reizerfolge, wie hinsichtlich der elektromotorischen Nachwirkungen. Beide Untersuchungsmethoden, die Prüfung der Gestaltveränderungen des gereizten Muskels einerseits und die Feststellung des Polarisationszustandes nach Beendigung der Reizung andererseits ergänzen sich aber hierbei wechselseitig in erwünschter Weise, so dass ein befriedigender Einblick in das Wesen der durch den Strom bewirkten Veränderungen in der That erst durch die Combinirung beider Untersuchungsmethoden zu gewinnen ist. Dabei ist insbesondere zu bemerken, dass ein directer Beweis für das Vorhandensein eines der Erregung folgenden oder ihr vorangehenden antagonistischen Vorganges durch entsprechende Gestaltveränderungen des Muskels selbstverständlich nur während einer bereits bestehenden dauernden Contraction desselben möglich ist, anderenfalls aber höchstens indirect, etwa durch Untersuchung der Erregbarkeitsveränderungen erschlossen

werden könnte. Dagegen gestattet die Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen, auch an dem ruhenden Muskel mit aller Sicherheit den Nachweis für das Vorhandensein polarer antagonistischer Vorgänge zu führen.

Der positiv-anodische und negativ-kathodische Nachstrom einerseits, der positiv-kathodische und negativ-anodische Nachstrom andererseits verdanken hiernach, paarweise zusammengehörig, polaren antagonistischen Veränderungen der Muskelsubstanz ihre Entstehung, von denen die einen zu Negativität der betreffenden Faserstellen, die anderen zu Positivität derselben führen. Den ersteren entspricht als mechanischer Reizerfolg die Schliessungs- und Oeffnungscontraction, den letzteren (bei Vorhandensein eines tonischen Contractionszustandes) die Schliessungs- und Oeffnungserschlaffung. Wie jene sind wohl auch diese durch chemische, unter dem Einflusse des Stromes entstehende Veränderungen der erregbaren Muskelsubstanz bedingt, über deren Natur allerdings etwas Bestimmtes vorläufig noch nicht gesagt werden kann. Während aber die bei Schliessnng des Stromes eintretenden Veränderungen direct durch diesen veranlasst sind, handelt es sich bei den Folgen der Oeffnung wesentlich um Reactionserscheinungen der veränderten Muskelsubstanz selbst, und ist nicht nur die anodische Oeffnungserregung, sondern auch die kathodische Oeffnungshemmung in diesem Sinne zu deuten.

E. Die elektromotorischen Wirkungen von Epithel- und Drüsenzellen.

Wenn sich schon beim Muskel eine scharfe Trennung zwischen „Ruhestrom“ und „Actionsstrom“ nicht durchführen lässt, indem beide Erscheinungen in gewissem Sinne nur gradweise verschieden sind, so ist dies noch viel weniger möglich in Bezug auf die elektromotorischen Wirkungen anderer thierischer und pflanzlicher Zellen, bei welchen Spannungsdifferenzen, gleichgiltig, ob sie vor oder während einer künstlichen Reizung hervortreten, beziehungsweise Veränderungen im einen oder anderen Sinne erleiden, immer nur der Ausdruck einer Verschiedenheit des Chemismus benachbarter Theile des lebenden Continuums sind. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch völlig willkürlich, ja geradezu unrichtig, von dem „Ruhestrom“ einer drüsigen Schleimhaut oder eines pflanzlichen Zellaggregates im Gegensatz zum Actionsstrom zu sprechen, da es sich in beiden Fällen um Wirkungen handelt, welche derselben Ursache, d. h. der Fortdauer gewisser chemischer Stoffwechselprocesse an bestimmten Stellen der Plasmamasse, ihre Entstehung verdanken, die durch directe oder indirecte Reizung nur quantitativ oder qualitativ verändert werden. Dies schliesst natürlich keineswegs aus, dass bei anfänglicher Stromlosigkeit solcher Theile Spannungsdifferenzen gerade wie beim „parelektronomischen“ Muskel durch die Reizung überhaupt erst hervorgerufen werden. Es empfiehlt sich daher, auch die hier zu besprechenden elektromotorischen Wirkungen der Drüsen und Epithelzellen im Zusammenhang zu behandeln und nicht, wie es bei Muskeln aus Zweckmässigkeitsgründen passend erschien, die während der Ruhe und während der „Thätigkeit“ hervortretenden Erscheinungen einer gesonderten Besprechung zu unterziehen.

Es darf vielleicht als eine Folge der Schwierigkeiten bezeichnet werden, welche die theoretische Behandlung der im Folgenden zu besprechenden Thatsachen vom Standpunkte der lange Zeit ausschliesslich herrschenden Molekulartheorie darbot, dass auch die experimentelle Bearbeitung des fraglichen Gebietes ganz unverhältnissmässig hinter der Entwicklung der Muskel- und Nervenphysik zurücksteht, obschon einige grundlegende Erfahrungen bis in die Zeit der Entdeckung des Muskelstromes zurückreichen.

Es bestand lange geradezu eine gewisse Abneigung, Zellen, bei welchen eine regelmässige Molekularstructur, wie man sie bei Muskeln voraussetzte, nicht wohl angenommen werden konnte, überhaupt elektromotorische Wirksamkeit zuzuschreiben. So äusserte Engelmann noch 1872 (72) bei Gelegenheit einer Erörterung der Frage, ob etwa die elektromotorischen Wirkungen der Froschhaut auf die Drüsenepithelien bezogen werden dürften, sein Widerstreben, „bei Zellen, welche, wie die vorliegenden, nichts von einer regelmässigen, nach bestimmten Axenrichtungen erfolgenden Anordnung ihrer kleinsten Theilchen zeigen, einen regelmässigen, zu merkbaren Wirkungen nach aussen befähigten elektromotorischen Bau anzunehmen", und hält die Drüsenmuskeln für die einzige wesentliche Quelle der elektrischen Ströme im Innern der Drüsenschicht.

Wie schon erwähnt, wurde Du Bois-Reymond, dessen Name auch hier wieder an der Spitze genannt werden muss, bei seinen Bemühungen, den vermeintlichen Ruhestrom unversehrter, in situ befindlicher Muskeln durch die Haut hindurch nachzuweisen, zur Entdeckung der starken elektromotorischen Wirksamkeit der Froschhaut geführt. Bei ungleichzeitiger Berührung zweier beliebiger Stellen der unversehrten Oberfläche eines ausgeschnittenen, auf einer Glasplatte ausgebreiteten Hautstückes mit den ableitenden Kochsalzbäuschen erhielt er stets einen Strom, welcher innerhalb der Haut von dem zuletzt angelegten Bausche nach dem anderen hinfliesst. Wurden beide Bäusche möglichst gleichzeitig aufgelegt, so blieb die Nadel vergleichsweise ruhig.

Du Bois-Reymond erkannte denn auch sofort den Grund dieser Ausschläge wegen ungleichzeitiger Berührung. „Jede Berührungsstelle ist der Sitz einer elektromotorischen Kraft in der Richtung von dem Bausch in die Haut hinein; allein die Berührung der Salzlösung beeinträchtigt zugleich die Ursache dieser elektrischen Triebkraft. Daher bei ungleichzeitiger Berührung der Strom im Sinne der Triebkraft an der jüngsten Berührungsstelle, der so lange anhält, bis der Unterschied der Triebkräfte an beiden Stellen unmerklich geworden ist." Sehr viel stärkere Ablenkungen erhielt dann Du Bois-Reymond bei Ableitung von der äusseren und inneren Hautfläche, und zwar stets in der Richtung von der ersteren zur letzteren. Auch hier wurde aber die Triebkraft durch die Kochsalzlösung sehr bald vernichtet und war von vornherein gleich Null, wenn die Hautoberfläche vor der Ableitung mit NaCl bepinselt worden war. Ebenso werden die Ströme vernichtet durch Abschaben der Epithel- und Drüsenschicht. Da Du Bois-Reymond den Hautstrom bei der Kröte, wo die Hautdrüsen sehr mächtig entwickelt sind, besonders stark fand, während sich die drüsenlose Haut der Fische (Aal, Schleie, Hecht, Barsch) als gänzlich stromlos erwies, so war die Vermuthung naheliegend, „dass die elektromotorische Wirksamkeit der Haut in Verbindung stehe mit der den nackten Amphibien eigenthümlichen Hautabsonderung". Diese Vermuthung erhielt in der Folge eine wesentliche Stütze durch Beobachtungen von Rosenthal (75) und Röber (76). Der Erstere fand, dass nicht nur die Hautdrüsen des Frosches und anderer nackter Amphibien der Sitz elektromotorischer Kräfte sind, welche stets von der Mündung nach dem Drüsengrunde gerichtet erscheinen, sondern dass das Gleiche auch bezüglich der Drüsen der Magenschleimhaut gilt, so dass diese elektromotorischen Kräfte „mit grosser

Wahrscheinlichkeit als eine wesentliche Eigenschaft der Drüsensubstanz zu betrachten wären, nicht anders, als wir die elektromotorischen Kräfte zu den wesentlichen Lebensäusserungen der Nerven und Muskeln zu zählen gewohnt sind".

Mit dieser Auffassung steht eine später von Engelmann (72, p. 97) geäusserte Ansicht im Widerspruch, der zu Folge die angeblichen „Drüsenströme" „myogenen" Ursprunges sein sollten, vermittelt durch den Belag contractiler Faserzellen, welcher jeden Drüsenkörper aussen umgiebt. Diese Deutung, welche natürlich mit der Präexistenslehre steht und fällt, suchte Engelmann durch eine grosse Reihe trefflicher Beobachtungen zu stützen, auf die im Folgenden noch vielfach zurückzukommen sein wird. Doch lässt sich nicht läugnen, dass selbst vom Standpunkte der Präexistenzlehre aus das Verhalten der Hautströme des Frosches eher gegen als für Engelmann's Anschauung spricht.

Hermann glaubt neuerdings, „dass nicht, oder nicht in erster Linie, die Drüsen, sondern die Epithelschicht der Sitz der elektromotorischen Hautwirkung (während der Ruhe) ist". Die Gründe, welche seiner Zeit Du Bois-Reymond veranlassten, gerade die Drüsen für die wesentliche Ursache der Hautströme nackter Amphibien zu halten, nämlich das Fehlen derselben bei der „drüsenlosen" Haut der Fische, glaubte Hermann als nicht stichhaltig erweisen zu können durch den Nachweis eines regelmässigen, einsteigenden Hautstromes bei einer grossen Zahl daraufhin untersuchter Fische (75). Hiergegen liesse sich freilich der Einwand geltend machen, dass die Fischhaut thatsächlich nicht drüsenlos ist, sondern zahllose einzellige Schleimdrüsen („Becherzellen") enthält und in manchen Fällen geradezu als eine grosse, flächenhaft ausgebreitete Schleimdrüse bezeichnet werden könnte (vgl. F. E. Schultze, 78). Da man nun weiss, dass weder in morphologischer Hinsicht noch auch bezüglich der physiologischen Function ein durchgreifender Unterschied zwischen ein- und mehrzelligen Schleimdrüsen besteht, so liegt es gewiss nahe, den Ruhestrom der Fischhaut auf die als einzellige Drüsen fungirenden „Becherzellen" zu beziehen. Dies that Hermann auch thatsächlich, indem er im Sinne der Alterationstheorie jede partielle Mucinmetamorphose einzelner Zellen, sowie der Elemente der schleimabsondernden Drüsen als eine Quelle gesetzmässiger elektromotorischer Wirkungen bezeichnet, einer Kraft, „welche, an den freien Epithelien einsteigend, an den Drüsen vom Lumen gegen die Matrix gerichtet ist". Solche Ströme sind denn auch thatsächlich überall nachgewiesen worden, wo immer schleimbildende Zellen oder Drüsen sich finden (Haut der Fische und nackten Amphibien, Zunge, Rachenschleimhaut, Magen und Cloake der letzteren). Dass übrigens im Sinne Hermann's auch andere, nicht drüsige Epithelzellen elektromotorische Wirkungen veranlassen können, scheint durch neuere Untersuchungen von E. W. Reid (88) genügend sichergestellt.

Da zur Zeit mit Ausnahme der später noch näher zu besprechenden Pflanzenströme die elektromotorischen Wirkungen ein- und mehrzelliger Schleimdrüsen fast allein allen unseren Erfahrungen über „Zellströme" zu Grunde liegen, so müssen die betreffenden Thatsachen hier auch noch eingehender behandelt werden. Das vielleicht geeignetste Untersuchungsobject bildet die an Becherzellen und Schleimdrüsen überaus reiche Zunge des Frosches, an welcher ausserdem die

secretorischen Nerven mit Leichtigkeit präparirt werden können. Mit Rücksicht auf die seiner Zeit von Engelmann geäusserte, oben schon erwähnte Vermuthung betreffs des Ursprungs der Hautströme ist es bemerkenswerth, dass die mit charakteristischen Schleimzellen ausgekleideten Zungendrüsen frei von Muskeln im bindegewebigen Strome dicht unter der Oberfläche liegen, deren Papillen mit einem einschichtigen, aus Becher- und Flimmerzellen zusammengesetzten Epithel überkleidet sind. Der schleimige, zähflüssige Inhalt der Drüsenschläuche steht, wie sich an Querschnitten leicht erkennen lässt, allenthalben mit der die Zungenoberfläche in der Regel überziehenden Schleimschicht in directem Zusammenhang, was bei der Weite der Drüsenmündungen leicht begreiflich ist. Auch das Epithel der unteren, dem Mundboden zugewendeten Zungenfläche enthält reichlich Becherzellen.

Um den „Ruhestrom" der Zunge zu untersuchen, kann man sich verschiedener Methoden bedienen, die im Verlaufe der folgenden Erörterungen zu besprechen sein werden. Wir können uns die Zungenoberfläche im Allgemeinen als eine vielfach und unregelmässig gefaltete Fläche vorstellen, die in ihrer ganzen Ausdehnung von schleimabsondernden Zellen, untermischt mit verhältnissmässig spärlichen Flimmerzellen, in einfacher Schicht überzogen wird. Die Drüsen erscheinen so nur als mehr oder weniger tiefe Einstülpungen in der Continuität des Zellbelages, von deren innerer Oberfläche eine Ableitung möglich erscheint, da, wie schon erwähnt, die die Zunge bedeckende Secretschicht fast allerorts in umittelbarem Zusammenhang mit dem flüssigen Inhalt der Drüsenschläuche steht. Denkt man sich daher die an der Wurzel abgeschnittene Zunge auf einer indifferenten leitenden Unterlage, wie etwa einem Block aus Kochsalzthon, ausgebreitet, so würde offenbar die elektromotorische Wirkung des gesammten, nicht nur die Drüsen auskleidenden, sondern auch die dazwischen gelegenen Papillen überziehenden Oberflächenepithels ohne Weiteres zu prüfen sein, wenn nicht auch die untere Fläche der Zunge von einer ähnlich zusammengesetzten, ebenen Zelllage bekleidet wäre, deren einzelne Elemente im Allgemeinen symmetrisch zu jenen der Oberfläche gelagert sind. Zwischen beiden schiebt sich eine dicke Lage von Bindegewebe und quergestreiften Muskeln ein, die wir unter normalen Verhältnissen als elektromotorisch unwirksam betrachten dürfen.

Sie vermittelt daher in jedem Falle die Ableitung von dem basalen Theile der einzelnen Zellelemente der Ober- wie der Unterseite der Zunge. Unter der Voraussetzung völlig gleicher elektromotorischer Wirkungen des Epithels beider Flächen, einer Annahme, die übrigens schon durch die so sehr verschiedene Massenentwicklung der betreffenden Zelllagen als ausgeschlossen gelten darf, würde offenbar bei Ableitung von zwei symmetrisch einander gegenüber liegenden Punkten der Ober- und Unterseite keinerlei Wirkung nach aussen resultiren. So geben beispielsweise auch die Schwimmhäute der Hinterbeine des Frosches bei Ableitung von beiden Seiten in Folge des symmetrischen Baues nur sehr schwache und unregelmässige elektrische Wirkungen. Die Zunge dagegen liefert unter denselben Bedingungen fast regelmässig einen sehr kräftigen, im ableitenden Bogen von der Unterseite zur Oberfläche gerichteten, also im Sinne Hermanns „einsteigenden" Strom, der das Scalenbild oft weit aus dem Gesichtsfelde treibt.

Da, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, die Zungenströme selbst schon durch äusserst geringfügige mechanische Insulte sehr erhebliche Veränderungen erleiden, so erscheint es von vornherein geboten, mit möglichster Schonung vorzugehen und jede, auch die leiseste Berührung oder Zerrung zu vermeiden. Als zweckmässigstes Verfahren der Ableitung von der ausgeschnittenen, nicht mehr blutdurchströmten Zunge hat sich mir schliesslich das folgende bewährt. Der Frosch wird schwach, nur eben bis zur Bewegungslosigkeit, curarisirt; hierauf entfernt man vorsichtig die äussere Haut in der ganzen Ausdehnung des Unterkiefers, um jede Einmischung der elektromotorischen Wirkungen derselben auszuschliessen, exarticulirt jenen und trennt ihn durch einen queren Schnitt unterhalb der Zungenspitze ab; dabei werden freilich Muskeln verletzt, deren Stümpfe eventuell Stromschleifen in den Galvanometerkreis senden können; doch ist ihr Einfluss gegenüber der Mächtigkeit des Zungenstromes sicher zu vernachlässigen, wie besondere Controllversuche an demselben Präparat nach Entfernung der Zunge lehren. Die Ableitung erfolgt nun in der Weise, dass der Unterkiefer mit seiner unteren Fläche auf einen Block aus Kochsalzthon von entsprechender Grösse gelegt wird, der unter Vermittlung des Mundbodens die Ableitung von der Zungenunterseite ermöglicht, wenn die eine Pinselelektrode ihn berührt, während die andere an beliebigen Punkten der Zungenoberfläche angelegt werden kann. Es ist dabei noch zu berücksichtigen, dass auch der Mundboden selbst, auf welchem die Zunge aufliegt, mit einer reichlich Becherzellen enthaltenden Schleimhaut bekleidet und daher elektromotorisch wirksam ist. Schneidet man aber die Zunge an der Wurzel ab und leitet wie früher von dem Thonblock und der vorher von der Zunge bedeckten Schleimhautfläche ab, so erhält man in der Regel nur sehr geringfügige Ablenkungen im einen oder anderen Sinne, so dass hieraus keine erhebliche Störung resultirt.

Es kann somit keinem Zweifel unterworfen sein, dass, wie immer auch die Ableitung von der Zunge erfolgen möge, die beobachteten Wirkungen *ihrem Sinne nach* durch die elektromotorische Thätigkeit des *Oberflächenepithels* im weitesten Wortsinne (Drüsen- und Papillenepithel) bedingt werden, wenngleich die absolute Intensität derselben durch die bei der Ableitung nicht wohl zu vermeidende Einmischung anderer elektromotorisch wirkender Theile in einem nicht immer genau zu bestimmenden Grade beeinflusst wird. Dies ergiebt sich am klarsten aus dem Umstande, dass bei jedem in der eben beschriebenen Weise angestellten Versuche der unter Umständen äusserst kräftige einsteigende Strom, welcher die Scala weit aus dem Gesichtsfelde treibt, nach Zerstörung des Oberflächenepithels bis auf unregelmässige Spuren verschwindet, obschon dabei weder das Epithel der Zungenunterfläche noch das des Mundbodens merklich beeinflusst sein konnte. Andererseits kann man sich leicht davon überzeugen, dass *selbst noch kleine Schleimhautstückchen*, welche durch einen flachen Scheerenschnitt von der Oberfläche der Froschzunge losgetrennt und nach kurzer Zeit der Ruhe wieder auf einer Unterlage von Kochsalzthon untersucht werden, *noch ebenso wie die ganze Zunge der Sitz eines starken einsteigenden Stromes sind*. Es darf hiernach wohl als feststehend betrachtet werden, dass der normale „Ruhestrom" der Zunge vor Allem

durch die elektromotorische Wirkung des Oberflächenepithels einschliesslich der Drüsen bedingt wird.

Was nun die Stärke des „Ruhestromes" unter verschiedenen Umständen anlangt, so lehrt schon eine kurze Beschäftigung mit dem in Rede stehenden Objecte, dass die elektromotorischen Wirkungen desselben in einem ungleich höheren Maasse von äusseren Einflüssen und inneren Veränderungen abhängig sind, als dies etwa für den Muskelstrom gilt. Die Individualität der Frösche, der Ernährungszustand, Temperaturverhältnisse, Jahreszeit und andere noch zu erwähnende Momente beeinflussen den Schleimhautstrom in einem so hohen Grade, dass das Bild ein ausserordentlich wechselvolles wird.

Was bei Vergleichung des Muskelstromes mit jenem der Zungenschleimhaut vor Allem auffällt, ist die grosse Inconstanz des letzteren, die sich bei jeder Art der Ableitung äussert, am stärksten allerdings, wenn man in der von Hermann vorgeschlagenen Weise am gänzlich unversehrten, schwach curarisirten Frosch von der Oberfläche der Zunge einerseits und von irgend einem enthäuteten, sonst aber gänzlich unversehrten elektrisch indifferenten Körpertheil, etwa der Muskulatur des Ober- oder Unterschenkels, ableitet. Ist der unter diesen Umständen hervortretende einsteigende „Ruhestrom" nur einigermaassen kräftig, so bleibt nach Compensation desselben das Scalenbild in der Regel kaum einen Augenblick ruhig stehen, sondern bewegt sich bald im Sinne einer Zunahme, bald einer Abnahme des bestehenden Stromes. Diese Oscillationen, welche bisweilen nur angedeutet erscheinen, können sich in anderen Fällen über viele Scalentheile erstrecken, und es kann sich im Laufe der Beobachtung ein ganz neuer Mittelwerth des Ruhestromes bilden. Zuweilen scheinen die gegensinnigen Ablenkungen zeitweise einen ziemlich regelmässigen Rhythmus inne zu halten, in der Mehrzahl der Fälle lässt sich dies jedoch nicht erkennen. Mit Rücksicht darauf, dass nachgewiesenermaassen die Zungendrüsen vom Centralorgan aus innervirt werden können, liegt die Vermuthung nahe, dass es sich im vorliegenden Falle um derartige centrale Erregungsimpulse handelt; indessen treten die geschilderten Oscillationen, wenngleich meist schwächer ausgeprägt, auch an dem früher beschriebenen Unterkieferpräparate hervor, so dass jedenfalls in der Zunge selbst die nächsten Ursachen dafür gesucht werden müssen.

Leitet man den Ruhestrom der Zunge in der oben erwähnten Weise am ganzen unversehrten Frosch ab, wobei man den Unterkiefer des auf dem Rücken liegenden Thieres mittels eines neben der Zunge durchgezogenen Fadens möglichst weit nach hinten zieht, so findet man den Strom unmittelbar nach Anlegen der Elektroden fast regelmässig in rascher Zunahme begriffen, und es kann geschehen, dass der gleich nach dem Oeffnen des Rachens äusserst schwache Strom wenige Minuten später die Scala weit aus dem Gesichtsfeld treibt. Auch beim Abrücken und Wiederanlegen der die Zungenoberfläche berührenden Elektrode an derselben oder einer anderen Stelle macht sich regelmässig eine Schwächung mit darauffolgendem Wiederansteigen des Stromes bemerkbar. Die Erklärung dieser Erscheinungen kann erst im Zusammenhang mit anderen, später mitzutheilenden Thatsachen gegeben werden.

Einer eingehenderen Erörterung bedarf der sehr auffallende Einfluss, welchen Aenderungen der Temperatur auf die elektromotorischen Wirkungen der Froschzunge ausüben. Werden curarisirte Frösche längere Zeit (mehrere Stunden) bei niederer Temperatur aufbewahrt, so bietet die Zunge bei der darauffolgenden, möglichst rasch vorgenommenen Untersuchung oft einen verkehrten, d. i. „aussteigenden" Ruhestrom dar, dessen Stärke manchmal nicht weit hinter der des sonstigen, normal einsteigenden Stromes zurückbleibt. In der Regel nimmt dann bei fortschreitender Erwärmung des Präparates der verkehrte Strom ziemlich rasch ab, es kommt ein kurzes Stadium, während dessen unter den gegebenen Ableitungsbedingungen (Zungenoberfläche und blossgelegte Muskulatur des Unterschenkels) keinerlei Spannungsdifferenz nachweisbar ist, worauf sich allmählich der normale, einsteigende Strom entwickelt. Die stärksten verkehrten Wirkungen lassen sich erzielen, wenn schwach curarisirte Frösche für mehrere Stunden ganz in Schnee gepackt werden.

Untersucht man dann den Zungenstrom in der angegebenen Weise am unversehrten Thier, und zwar möglichst rasch, ehe merkliche Erwärmung eingetreten ist, so erhält man oft ausserordentlich starke, weit über die Scala gehende Ablenkungen im Sinne eines aussteigenden Stromes. Bleibt ein solcher Kaltfrosch im warmen Zimmer liegen, so entwickelt sich, wie schon erwähnt, mehr oder weniger rasch der normale einsteigende Strom. Diese Erfahrungen gaben Veranlassung, auch an der ausgeschnittenen Zunge den Einfluss der Abkühlung und Erwärmung näher zu prüfen, und ich bediente mich hierbei durchwegs des schon beschriebenen Unterkieferpräparates. Da sich 0,5% NaCl-Lösung als ziemlich indifferent für die elektromotorische Wirksamkeit der Zunge erwies, indem selbst stundenlanges Liegen in derselben keine wesentliche Beeinträchtigung jener zur Folge hatte, so bot sich als einfachstes Mittel der Abkühlung resp. Erwärmung das Einlegen in verschieden temperirte Lösungen von gleichem Salzgehalt dar. In der That zeigt sich ausnahmslos, dass jedes vorher noch so stark im normalen Sinne wirksame Präparat in kürzester Zeit stromlos wird und hierauf in den meisten Fällen einen verkehrten (aussteigenden) Strom entwickelt, wenn es in einem Schälchen mit physiologischer Kochsalzlösung auf Schnee gestellt und mit einer Glasglocke bedeckt einige Stunden bei niederer Temperatur (0—2° C.) aufbewahrt wird. Dasselbe Resultat lässt sich übrigens auch dann erzielen, wenn das auf dem Thonblock liegende Präparat einfach in einer feuchten Kammer einige Stunden in einem kalten, aber frostfreien Raum (bei etwa 2—4° C.) aufgestellt wird. In allen Fällen kann man dann den aussteigenden Ruhestrom fast momentan umkehren, wenn man das Präparat in physiologische Kochsalzlösung von etwa 25—30° C. taucht.

Man wird bei diesen Versuchen unwillkürlich an den seiner Zeit von Matteucci behaupteten Einfluss der Abkühlung auf den Muskelstrom erinnert. Ohne denselben leugnen zu wollen, muss gleichwohl auf den enormen gradweisen Unterschied hingewiesen werden, der sich in der erwähnten Richtung in beiden Fällen geltend macht.

Der „Ruhestrom“ des Muskels (d. i. der Demarcationsstrom im Sinne Hermann's) lässt sich zwar durch intensive Abkühlung merklich schwächen, niemals aber beseitigen, geschweige denn umkehren.

Es wollte mir scheinen, dass Zungenpräparate, welche frisch untersucht sehr stark im normalen Sinne elektromotorisch wirken, bei Abkühlung weniger leicht verkehrte Ströme geben, als solche, deren Wirksamkeit in Folge längeren Liegens bei nicht zu hoher Temperatur schon erheblich abgenommen hat. So fand ich auch durchwegs solche Frösche zu allen diesen Versuchen besser geeignet, welche während des Winters längere Zeit im warmen Zimmer gehalten wurden. Kaltfrösche liefern fast stets Präparate, welche frisch untersucht sehr starke und zugleich verhältnissmässig beständige Ströme geben, die dem Einfluss der Abkühlung so zu sagen einen grösseren Widerstand entgegenstellen, als gleichstarke oder selbst stärkere Ruheströme von Warmfröschen. Damit hängt es vielleicht auch zusammen, dass Frühlingsfrösche in Schnee gepackt in der Regel einen viel stärkeren aussteigenden Zungenstrom geben, als Winterfrösche. Die letzteren kann man aber nach meinen Erfahrungen jederzeit leicht in eine ähnlich günstige Disposition versetzen, wenn man sie vor dem Versuche 2—3 Tage im warmen Zimmer in der Nähe des Ofens hält. Man erhält dann bei Ableitung des Zungenstromes oft ebenso starke Ablenkungen in demselben Sinne, wie von Kaltfröschen, doch befindet sich derselbe so zu sagen in einem labilen Gleichgewichtszustand; er macht bei Abkühlung viel rascher dem Gegenstrome Platz, als es bei frisch untersuchten Kaltfröschen der Fall ist, wo es bisweilen nicht einmal gelingt, den normalen einsteigenden Strom durch die bisher besprochenen Methoden der Abkühlung selbst nur auf Null herabzudrücken.

Dies ist jedoch ausnahmslos der Fall, wenn man schmelzenden Schnee oder Eis direct mit der Schleimhautoberfläche in Berührung bringt, und es ist mir überhaupt kein Fall vorgekommen, wo unter diesen Bedingungen nicht eine wirkliche Umkehr des normalen Ruhestromes eingetreten wäre. Im Einzelnen sind allerdings die betreffenden Wirkungen bei verschiedenen Präparaten von sehr wechselnder Stärke, wobei sich wieder der Einfluss der schon erwähnten Momente sehr deutlich geltend macht. Am zweckmässigsten fand ich es, kleine, ebene und nicht zu dicke Eisblättchen, wie man sie durch Gefrieren dünner Wasserschichten leicht gewinnt, zwischen die Zungenoberfläche und die ableitende Elektrode mit möglichster Vorsicht einzuschalten. Man sieht dann fast momentan den Strom auf Null sinken, und in der Regel tritt auch in wenigen Sekunden schon die Umkehr ein. Der neu hervortretende aussteigende Strom kann dann unter Umständen so bedeutend werden, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfeld fliegt. Genügt das einmalige Auflegen von Eis nicht, so kommt man doch sicher durch Wiederholung des Verfahrens zum Ziele; nach dem Schmelzen des Eises nimmt der verkehrte Strom in der Regel sehr rasch ab, um schliesslich wieder einsteigend zu werden. Diese Abnahme, welche Anfangs schneller als später erfolgt, findet bisweilen nicht gleichmässig stetig, sondern mit mehr oder weniger beträchtlichen Oscillationen statt.

Wenn auch die früher mitgetheilten Thatsachen entschieden zu Gunsten der Annahme sprechen, dass es sich hier wie dort im Wesent-

lichen um eine Folgewirkung der Abkühlung handelt, so bleibt doch der naheliegende Einwand auszuschliessen, es möchte etwa durch die Berührung der einen Elektrode mit dem schmelzenden Eise Anlass zur Entstehung eines „Thermostromes" gegeben sein. Diese Vermuthung schien um so begründeter, als Ströme in Folge ungleichartiger Erwärmung der ableitenden, unpolarisirbaren Elektroden in der That bekannt sind, indem nicht nur ungleiche Temperatur der beiden die Zinkstäbe enthaltenden Glasröhren mächtige thermoelektrische Erscheinungen verursacht, sondern es kann, wie Worm-Müller fand und Grützner bestätigte, auch ein schwächerer und umgekehrt gerichteter „Thermostrom" zwischen dem mit physiologischer NaCl-Lösung durchtränkten Thonpfropf und der Zinkvitriollösung entstehen. Derselbe geht vom Zinkvitriol zum Thon und hatte bei 35° Temperaturdifferenz eine elektromotorische Kraft von 0,002 Daniell. Controlversuche, welche ich in grosser Zahl mit dem Thonblock allein, sowie mit aufgelegten abgestorbenen, elektromotorischen, nicht mehr wirksamen Zungenpräparaten anstellte, ergaben nun allerdings schwache Ablenkungen in demselben Sinne, wie bei den vorerwähnten Versuchen, d. h. die abgekühlte Elektrode wurde so zu sagen schwach positiv; doch kann nicht im Entferntesten davon die Rede sein, die so überaus starken Wirkungen normaler Präparate darauf zurückführen zu wollen; abgesehen von allen anderen schon erwähnten Gründen, sei nur noch darauf hingewiesen, dass auch in dem Falle die volle Wirkung des aussteigenden Stromes zum Vorschein kommt, wenn man erst einige Zeit nach dem Auflegen des Eises und nach Absaugen des Schmelzwassers die Pinselspitze mit der Zunge in Berührung bringt; man sieht dann sofort eine starke Ablenkung in dem erwarteten Sinne erfolgen, die eventuell die Scala aus dem Gesichtsfeld treibt, und der hier sicher keine hinreichenden Temperaturdifferenzen entsprechen. Ich habe übrigens oft genug an Unterkieferpräparaten, welche durch Gefrieren und Wiederaufthauen gänzlich stromlos geworden waren und einige Zeit in zimmerwarmer Kochsalzlösung gelegen hatten, selbst nach wiederholtem Auflegen von Schnee oder Eis kaum Spuren eines aussteigenden Stromes gefunden.

Ich halte es daher auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen für sicher erwiesen, dass der regelmässige einsteigende Schleimhautstrom der Froschzunge durch hinreichend starke Abkühlung nicht nur sehr rasch auf Null herabgedrückt, sondern auch umgekehrt werden kann, wobei der verkehrte Strom unter Umständen die gleiche Stärke erreichen kann, wie vordem der „normale".

Da bei den zuletzt besprochenen Versuchen die Oberfläche der Zungenschleimhaut von dem Schmelzwasser des Eises benetzt wird, so war daran zu denken, ob die beobachteten Versuchsresultate nicht wenigstens zum Theil darauf zu beziehen sind. Dass dies der Hauptsache nach sicher nicht der Fall ist, geht freilich aus den vorstehenden Mittheilungen unmittelbar hervor. Doch konnte die so auffallend rasche Umkehr des Stromes, sowie die Kraft desselben wenigstens theilweise auf Wasserwirkung beruhen. Dies führte zur Untersuchung des Einflusses, welchen der wechselnde Wassergehalt der Zungenschleimhaut auf deren elektromotorische Wirksamkeit während der „Ruhe" besitzt. Ueber

denselben Gegenstand liegt bereits eine Reihe trefflicher Beobachtungen von Engelmann (72) an der Froschhaut vor, auf welche später noch zurück zu kommen sein wird. Es beziehen sich dieselben auf die Wirkung des Wassers, sowie verschieden concentrirter Salzlösungen auf den ebenfalls einsteigenden „Ruhestrom" der Haut. Da, wie sich später zeigen wird, in jeder Hinsicht eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung der elektromotorischen Wirkungen der äusseren Haut und der Zunge des Frosches besteht, so war von vornherein zu vermuthen, dass dies auch in Bezug auf die Folgen der Wasserzufuhr und Wasserentziehung gelten würde. Bei der später noch zu erwähnenden ausserordentlichen Empfindlichkeit der Zungenschleimhaut für alle, auch die geringfügigsten mechanischen Reize darf die Flüssigkeit, deren Einwirkung man prüfen will, nicht einfach aufgeträufelt oder gar mit dem Pinsel aufgetragen werden, was leicht zu den grössten Irrthümern Anlass geben könnte, sondern es empfiehlt sich, das Präparat nach einander in Schälchen zu bringen, welche mit den betreffenden Lösungen gefüllt sind. Nach kürzerem oder längerem Verweilen in denselben untersucht man den Zungenstrom in der früher geschilderten Weise bei Ableitung von einer Thonunterlage und der Oberfläche der Schleimhaut. Während die gewöhnlich benützte 0,6 % NaCl-Lösung sich auch für die Froschzunge insofern als indifferent erweist, als die Fähigkeit, elektromotorisch zu wirken, in derselben bei nicht zu hoher Temperatur viele Stunden, ja Tage lang erhalten bleibt, wird die Kraft des einsteigenden Schleimhautstromes stets sehr erheblich gesteigert, wenn man, sobald sich nach längerem Liegen des Präparates in gewöhnlicher physiologischer NaCl-Lösung die Ablenkung bei wiederholter Prüfung als nahezu constant erweist, eine halbverdünnte (also etwa 0,2—0,3 %) Kochsalzlösung einwirken lässt, und noch mehr ist dies der Fall, wenn Brunnen- oder destillirtes Wasser einwirkt. Es genügt schon, unter Vermittlung des ableitenden Pinsels einen Tropfen aq. destill. auf die Oberfläche einer vorher in physiologischer NaCl-Lösung aufbewahrten Zunge fliessen zu lassen, um sofort eine starke positive Schwankung des Schleimhautstromes zu erzielen, obschon dabei der Widerstand im Kreise zweifellos erheblich zunimmt. Selbst längeres Verweilen des Präparates in Brunnenwasser schwächt nicht nur nicht den normalen Strom, sondern vermag dessen Kraft dauernd auf einer grösseren Höhe zu erhalten als 0,6 % Kochsalzlösung; es kann daher auch nicht die Rede davon sein, die oben erwähnten gegensinnigen Wirkungen bei Abkühlung der Schleimhaut durch aufgelegten Schnee oder Eis auf die Einwirkung des Schmelzwassers als solchen zu beziehen. Umgekehrt wie Wasser oder sehr stark verdünnte Salzlösungen wirken solche, deren Salzgehalt voraussichtlich zu einer mehr oder weniger hochgradigen Entwässerung der damit in Berührung kommenden Gewebe führt. Stets beobachtet man unter diesen Umständen (bei Anwendung von 0,8—1,5 % NaCl-Lösungen) ein verhältnissmässig rasches Sinken der Kraft des einsteigenden Zungenstromes, die innerhalb gewisser Grenzen durch Wasserzufuhr rasch wieder gehoben werden kann. Besonders bemerkenswerth scheint mir zu sein, dass es auch in

diesem Falle, wie bei energischer Abkühlung der Zunge, zu einer wirklichen Umkehr des normalen einsteigenden Stromes kommen kann, wobei die Stärke des Gegenstromes allerdings meist hinter der durch Kältewirkung erreichbaren merklich zurückbleibt. Es gelingt, an einem und demselben Präparate durch abwechselndes Versenken in 1 % und 2 % Kochsalzlösung dem Strom der Schleimhaut mehrmals hinter einander bald aussteigende, bald einsteigende Richtung zu geben. In der Regel genügten wenige Minuten, um diese Veränderungen herbeizuführen. Wie Engelmann auch an der Froschhaut fand, entsprechen schon sehr geringen Unterschieden in der Concentration der angewendeten Salzlösung oft ausserordentlich bedeutende Aenderungen der elektromotorischen Kraft, was auf eine ungemein grosse Empfindlichkeit der betreffenden wirksamen Elemente für Veränderungen des Wassergehaltes schliessen lässt.

Bekanntlich kann man auch schon während des Lebens den Geweben des Froschkörpers in sehr energischer Weise Wasser entziehen, indem man stärkere Lösungen von Kochsalz oder Glycerin unter die Haupt spritzt. Ein halber Cubikcentimeter der letzteren Flüssigkeit, bei einem curarisirten Frosch in den Rückenlymphsack injicirt, genügt, um binnen kurzer Zeit (1—2 Stunden) dem wasserreichen Gewebe der Zunge so viel Wasser zu entziehen, dass dieselbe sehr erheblich geschrumpft und dunkler gefärbt erscheint, als unter normalen Verhältnissen. In diesem Zustande findet man den einsteigenden Schleimhautstrom stets sehr schwach oder sogar fehlend.

Die zuletzt erwähnten Erscheinungen leiten unmittelbar hinüber zu einer Besprechung der Wirkungsweise andersartiger, den Chemismus der lebenden Zellen beeinflussender Substanzen. Hier sind vor Allem jene beiden Gase zu nennen, die bei dem Lebensprocess aller Organismen eine so überaus wichtige Rolle spielen, der Sauerstoff und die Kohlensäure, deren Bedeutung speciell auch für gewisse elektromotorische Wirkungen pflanzlicher und thierischer Theile festgestellt ist. Engelmann zeigte, dass bei Verdrängung des Sauerstoffs durch ein indifferentes Gas (N oder H) die Kraft des Hautstromes allmählich sinkt, um bei Wiederzutritt atmosphärischer Luft rascher wieder anzusteigen, wobei die anfängliche Höhe nicht nur erreicht, sondern sogar überschritten werden kann; Kohlensäure bewirkt dagegen ein ausserordentlich schnelles Sinken der Kraft, die selbst dann schon vorübergehend geschwächt wird, wenn die umgebende Atmosphäre nur wenige Procente des Gases enthält. Für Pflanzenströme ist eine analoge Wirkung des O-Mangels in neuerer Zeit von Haacke (Flora 1892, Heft IV) nachgewiesen worden. Ich bin in der Lage, einen gleichartigen Einfluss der genannten beiden Gase auch für die Froschzunge constatiren zu können. Das Versuchsverfahren war im Wesentlichen dem von Engelmann benützten nachgebildet; das Präparat (Unterkiefer und Zunge auf einem Block von Kochsalzthon liegend) befand sich nebst den ableitenden Elektroden in einer Gaskammer, bestehend aus einer vierfach tubulirten Glasflasche, durch welche die betreffenden Gase hindurchgeleitet werden konnten. Stets nahm sowohl bei Verdrängung des O wie bei Zufuhr von CO_2 die Kraft des einsteigenden Zungenstromes ab, ersteren Falls später und langsamer, letzteren Falls dagegen sehr schnell. Dieselbe einfache

Vorrichtung kann auch dazu dienen, den Einfluss der Anästhetica (Aether, Chloroform) zu prüfen; schon kleine Mengen dieser Substanzen in Dampfform bedingen eine erhebliche Verminderung der Kraft des einsteigenden Stromes, die, wenn die Einwirkung nicht allzu lange dauerte, bei Durchsaugen von reiner Luft sich wieder hebt.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie die Zunge bieten auch die Rachen- und Cloakenschleimhaut des Frosches.

An diesen beiden Objecten hatte schon Engelmann (77) elektromotorische Wirkungen nachgewiesen. Wieder handelt es sich in beiden Fällen um einen unter normalen Verhältnissen „einsteigenden" Strom, dessen Kraft oft eine sehr beträchtliche ist und hinter der des Zungenstromes kaum zurücksteht. Gleichwohl ist der histologische Bau sehr wesentlich verschieden. Sowohl die Rachen- wie die Cloakenschleimhaut sind im gewöhnlichen Wortsinne als „drüsenlos" zu bezeichnen, da in beiden Fällen nur ein einschichtiges Cylinderepithel vorhanden ist, welches bei dem erstgenannten Objecte aus Flimmerzellen mit zwischengelagerten Becherzellen, bei dem anderen fast nur aus diesen letzteren besteht. Mehrzellige Drüsen fehlen in der That gänzlich. Gerade aus diesem Grunde bieten jedoch die genannten Objecte viel übersichtlichere und einfachere Ableitungsbedingungen dar, als die Zungenschleimhaut, so dass gewisse Einwände, welche hier möglicher Weise gemacht werden könnten, dort von vornherein wegfallen. Da der Cloakenschleimhaut Flimmerzellen vollkommen fehlen, ihre elektromotorischen Wirkungen aber demungeachtet in jeder Beziehung mit denen der flimmernden Rachenschleimhaut einerseits, der nur spärlich mit Flimmerzellen ausgestatteten Zungenschleimhaut andererseits übereinstimmen, so erscheint es kaum zweifelhaft, dass als die eigentlichen elektromotorisch wirksamen Elemente in allen drei Fällen die schleimbildenden Zellen anzusehen sind, sei es nun, dass dieselben als Bestandtheile zusammengesetzter Drüsen oder als „Becherzellen" auftreten. Gleichwohl bedurfte diese Ansicht einer besonderen Prüfung, da Engelmann die Flimmerzellen an sich für elektromotorisch wirkende Elemente hielt und den Rachenstrom darauf zurückzuführen geneigt war. Auch Hermann weist auf die Möglichkeit hin, die Flimmerbewegung „unter dem Gesichtspunkt einer in den äusseren Zellschichten stattfindenden („irritativen") Alteration" zu betrachten. Meine eigenen Beobachtungen stimmen hierzu jedoch in keiner Weise. Die Methode der Untersuchung gestaltet sich sowohl bei der Rachenschleimhaut wie bei der Cloake äusserst einfach. Engelmann präparirte die erstere in der Regel von ihrer natürlichen Unterlage los und leitete von der äusseren und inneren Oberfläche der über ein Korkrähmchen gespannten Membran ab. Es gelingt dies aber selbst bei grösster Sorgfalt doch nicht ganz ohne mechanische Schädigung, und da, wie ich mich des Oefteren überzeugt habe, die Stärke der elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut in ausserordentlich hohem Grade von jeder noch so geringfügigen Dehnung oder Zerrung beeinflusst wird, so ist es vorzuziehen, von der in situ befindlichen Schleimhaut abzuleiten. Zu diesem Zwecke ist es nur erforderlich, die äussere Kopfhaut bis an den Rand des Oberkiefers zu entfernen, um eine etwaige Einmischung ihrer eigenen elektromotorischen Wirkungen zu verhüten, und

hierauf den ganzen Oberkiefer durch einen möglichst tief geführten Querschnitt abzutrennen; wird derselbe dann mit der Schleimhautfläche nach oben in ein Uhrschälchen mit ein wenig 0,5 % Kochsalzlösung gelegt, so braucht man nur in diese letztere die eine Pinselelektrode zu tauchen, während die Spitze der anderen beliebige Punkte der Schleimhautoberfläche berührt, um in möglichst schonender Weise die Ableitung zu ermöglichen. Unter diesen Umständen ist der einsteigende Strom viel stärker, als an der abpräparirten Membran, und es fragt sich nur, ob nicht etwa unter den erwähnten Bedingungen elektromotorische Wirkungen anderer Theile (etwa verletzter Muskeln etc.) mit ins Spiel kommen. Es lässt sich dies leicht ausschliessen, wenn man dasselbe Präparat nach Zerstörung des Oberflächenepithels oder nach gänzlicher Ablösung der flimmernden Schleimhaut in gleicher Weise wie vorher untersucht; dabei habe ich niemals irgend erhebliche Spannungsdifferenzen wahrgenommen, so dass die erwähnten Bedenken wohl als unbegründet anzusehen sind. Die Cloakenschleimhaut wurde gewöhnlich in der Weise untersucht, dass die durch einen Längsschnitt aufgeschlitzte Cloake möglichst vorsichtig und ohne die Schleimhautfläche selbst zu berühren auf einem Thonblock ausgebreitet wurde, worauf die Ableitung in bekannter Weise erfolgte.

Bis zu einem gewissen Grade kann man im einen wie im anderen Falle schon durch den blossen Anblick der Schleimhaut erkennen, ob sie einen starken oder schwachen einsteigenden Strom liefern wird. Erscheint die Rachenschleimhaut (wie meist im Winter) in situ röthlich durchscheinend und feucht, und ist die Cloake mit breiigem oder auch dünnflüssigem Inhalt erfüllt, so darf man mit ziemlicher Sicherheit auf einen starken Strom rechnen; ist dagegen, wie meist im Sommer, bei lange gefangen gehaltenen Fröschen, die flimmernde Schleimhaut weisslich getrübt, oder finden sich in der Cloake nur spärliche feste Bröckel, wobei die Schleimhaut blass und trocken erscheint, so ist der einsteigende Strom, wenn überhaupt vorhanden, in der Regel sehr schwach. Dies weist, wie mir scheint, ohne Weiteres darauf hin, dass in beiden Fällen die secretorische Thätigkeit zu den elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut in einer unmittelbaren und nahen Beziehung steht. Dazu kommt noch, dass sehr häufig die Flimmerbewegung ganz normal gefunden wird — soweit sich dies durch die Fortbewegung aufgelegter kleiner Blutgerinnsel oder ähnlicher Körper verräth — während der einsteigende Strom fast oder gänzlich fehlt, und umgekehrt habe ich, wiewohl seltener, auch Fälle beobachtet, wo ungeachtet einer sehr matten Flimmerung die Stromkraft eine ungewöhnlich hohe war. Immer zeigte sich dann die Schleimhaut mit einer ziemlich dicken Schicht schleimigen Secretes bedeckt. Es scheint, dass die mit dem Abpräpariren und Aufspannen verbundenen mechanischen Schädigungen die Flimmerbewegung der Rachenschleimhaut viel weniger ungünstig beeinflussen, als die elektromotorischen Wirkungen; wenigstens ist es mir bei meinen Versuchen auffallend oft begegnet, dass bei derartigen Präparaten die Flimmerung noch stundenlang mit äusserster Lebhaftigkeit fortdauerte,

während nur minimale Ablenkungen das Vorhandensein eines schwachen einsteigenden Stromes anzeigten. Auch die Resultate der Pilocarpinvergiftung dürfen wohl zu Gunsten der hier vertretenen Anschauung bezüglich der Bedeutung des einsteigenden „Ruhestromes" der Rachenschleimhaut als eines „Secretionsstromes" geltend gemacht werden. Wie der Strom der Zunge in einem gewissen Stadium der Pilocarpinvergiftung (zwei Stunden nach Injection von 1 ccm einer 2 % Lösung von Pilocarp. muriat.) gewöhnlich äusserst kräftig gefunden wird, so gilt dasselbe nach meinen Erfahrungen auch hinsichtlich des Rachen- und Cloakenstromes. Die Ablenkung ist dann meist so stark, dass die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Da den vorstehenden Erfahrungen zu Folge keinerlei Proportionalität zwischen der Lebhaftigkeit der Flimmerbewegung und der Intensität der elektromotorischen Wirkung der Rachenschleimhaut zu bestehen scheint, und da die scheinbar dafür sprechenden Beobachtungen von Engelmann sich ganz ungezwungen in anderer Weise deuten lassen, so sehe ich bis auf Weiteres keinen Grund, den einsteigenden Strom der genannten Schleimhaut auf eine andere Ursache zurückzuführen, als den gleichsinnigen Zungen- und Cloakenstrom, es sei denn, dass in der Folge an einer nur Flimmerzellen tragenden Membran ähnliche elektromotorische Wirkungen nachgewiesen würden.

Es wurde schon erwähnt, dass die Uebereinstimmung in Bezug auf das elektromotorische Verhalten der beiden in Rede stehenden Objecte mit der Zungenschleimhaut eine fast vollkommene ist. Dies gilt auch hinsichtlich der Inconstanz des Stromes, sowie der Wirkungen der Abkühlung und Reizung. In fast allen Fällen, wo die Kraft eine gewisse Höhe erreicht hat, beobachtet man Oscillationen des Magneten, welche auf das Vorhandensein gegensinniger Kräfte schliessen lassen, deren Resultirende der augenblicklichen Ablenkung entspricht. Und wie deren Grösse an einer und derselben Stelle mit der Zeit wechselt, so ist dieselbe auch an verschiedenen Stellen der Schleimhaut zur selben Zeit verschieden. Im Allgemeinen ist unter sonst gleichen Umständen der einsteigende Strom der Cloakenschleimhaut bei Weitem kräftiger als der Rachenstrom, was von vornherein zu erwarten war, wenn die einzelligen Drüsen (Becherzellen) dafür verantwortlich zu machen sind.

Dass der Letztere durch Abkühlung geschwächt wird, hat Engelmann bereits hervorgehoben, doch war es ihm entgangen, dass unter gleichen Umständen auch eine vollkommene Umkehr möglich ist. In der That ist nichts leichter, als sich davon zu überzeugen, dass durch Einlegen eines Oberkieferpräparates in 0,5 %, auf 0° abgekühlte NaCl-Lösung auch der stärkste einsteigende Strom in kürzester Zeit (5—10 Minuten) zum Verschwinden gebracht werden kann. Eintauchen in erwärmte Kochsalzlösung (von etwa 25—30° C.) ruft den normalen Strom fast momentan wieder hervor. Um an demselben Präparat einen „aussteigenden" Strom von erheblicher Stärke zu erzielen, muss man in der Regel schmelzendes Eis oder Schnee anwenden; auch kommt es dann sehr wesentlich mit auf eine gewisse Disposition der Schleimhaut an, die ihrerseits wieder von den Bedingungen abhängt, unter denen der Frosch vorher gelebt hat. Wie bei der Zunge, so erhält man auch bei der Rachenschleimhaut die besten und überzeugendsten Resultate, wenn das Präparat von

einem „Warmfrosch“ stammt und der unsprüngliche einsteigende Strom nicht allzu stark ist. Ich habe daher die zu diesen Versuchen bestimmten (nicht curarisirten) Temporarien in der Regel 2—3 Tage vorher im warmen Zimmer in der Nähe des Ofens gehalten. Um den Einfluss mechanischer Reizung der Schleimhaut durch Druck oder Reibung möglichst zu beschränken, empfiehlt sich die Anwendung von schmelzendem, lockerem Schnee am meisten, von dem ein Klümpchen auf die Schleimhaut des enthäuteten Oberkiefers gelegt und eventuell mehrmals erneuert wird, nachdem vorher der „Ruhestrom“ geprüft wurde; das Schmelzwasser saugt man vorsichtig mit einem Pinsel ab und legt die ableitende Elektrode nun zum Zwecke der Prüfung derart an, dass dieselbe durch eine nicht zu dicke Schichte schmelzenden Schnees von der darunter liegenden Schleimhautoberfläche getrennt ist. Unmittelbar nach der Ablesung wird der Galvanometerkreis durch Entfernung der Schleimhautelektrode wieder geöffnet, um die Entwicklung etwaiger „Thermoströme“ möglichst zu vermeiden. Ganz in gleicher Weise verfährt man auch, wenn es gilt, die Wirkung der Kälte auf den Cloakenstrom zu untersuchen. Im einen wie im anderen Falle macht sich zunächst ein sehr rasches Sinken der ursprünglichen Stromkraft bemerkbar, worauf sich in der Regel alsbald der Strom umkehrt und oft eine so erhebliche Stärke erreicht, dass das Ende der Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Nach dem völligen Schmelzen des Schnees kehrt in Folge der zunehmenden Erwärmung die ursprüngliche Stromkraft bald wieder zurück. Man kann auf diese Weise an demselben Präparat den Versuch mit gleichem Erfolge mehrfach wiederholen.

Es kann daher hier ebensowenig wie bei der Zunge ein Zweifel darüber bestehen, dass die Abkühlung des Oberflächenepithels an sich das Hervortreten einer gegensinnigen elektromotorischen Kraft zur Folge hat.

Ein nicht minder günstiges Object für das Studium der elektromotorischen Wirkungen flächenhaft ausgebreiteter einzelliger Schleimdrüsen bildet die Haut des Blutegels. Man kann dieselbe nach Entfernung der Eingeweide mittelst der Scheere leicht von allen anhängenden Geweberesten befreien, so dass nur der Hautmuskelschlauch zurückbleibt. Stets findet man dann bei Ableitung von Aussen und Innen einen starken einsteigenden Strom, dessen Verhalten unter verschiedenen Umständen dem früher geschilderten entspricht.

Auch die seit lange bekannten, gleichsinnigen elektromotorischen Wirkungen der Haut niederer Wirbelthiere (Amphibien und Fische) dürften der Hauptsache nach auf die gleichen Ursachen zu beziehen sein, wie die der eben besprochenen Organe.

Bei Weitem die eingehendsten Untersuchungen liegen über die elektromotorischen Wirkungen der äusseren Haut des Frosches vor und wir verdanken hier insbesondere Engelmann (72) eine Reihe trefflicher Beobachtungen, deren Werth durch die, wie man zur Zeit wohl sicher behaupten darf, unrichtige Deutung in keiner Weise geschmälert wird. In neuerer Zeit hat dann Hermann, geleitet von gewissen, schon oben hervorgehobenen theoretischen Gesichtspunkten, auch die Haut der Fische wieder zum Gegenstande

einer Untersuchung gemacht, deren Resultate für seine Auffassung und Deutung des Froschhautstromes bestimmend wurden.

Da der Bau der Haut gewisser Fische gerade in dem, wie ich glaube, auch für die elektromotorische Wirksamkeit derselben wesentlichsten Punkte sich unmittelbar an die zuletzt behandelten Objecte anschliesst, so mögen einige Bemerkungen hierüber Platz finden. Durch die Untersuchungen von F. E. Schultze (78) ist es seit lange bekannt, dass in der Oberhaut zahlreicher Fische einzellige Schleimdrüsen in Form von Becherzellen in mehr oder weniger grosser Menge vorkommen und in manchen Fällen das Epithel fast ausschliesslich zusammensetzen (Cobitis). Die einzelnen Elemente erreichen oft geradezu colossale Dimensionen und liefern ein schleimiges Secret, welches die Oberhaut glatt und schlüpfrig macht. Wie in allen Fällen ist der protoplasmatische, kernführende Theil der Zellen basal gelegen, d. h. der Cutis zugewendet, während der obere in Mucinmetamorphose begriffene Abschnitt direct auf die freie Fläche der Oberhaut mündet. An der secretorischen Function dieser Zellen kann zur Zeit nicht im Geringsten gezweifelt werden, da man den Absonderungsvorgang selbst direct unter dem Mikroskope beobachtet hat. In Bezug auf die elektromotorische Wirksamkeit der Fischhaut hat Hermann durchaus zutreffende Angaben gemacht. Gegenüber den Fröschen sind die Fische insofern weniger geeignete Untersuchungsobjecte, als ihre Oberhaut nicht wie dort durch grosse Lymphräume von dem Muskelkörper getrennt, sondern vielmehr fest mit demselben verwachsen ist. In vielen, ja den meisten Fällen bleibt daher nichts Anderes übrig, als die Spannungsdifferenz zwischen einer geätzten und dadurch elektromotorisch unwirksam gemachten und einer normalen Hautstelle zu prüfen, wobei sich gewöhnlich ein ziemlich starker Strom in dem Sinne ergiebt, dass, wie unter gleichen Umständen auch an der Froschhaut und den früher behandelten Schleimhäuten, die geätzte Hautstelle sich „kräftig positiv gegen die nicht geätzte" verhält.

Mit Hermann muss man aus dieser Thatsache schliessen, „dass die Fischhaut oder richtiger jede Oberflächenstelle des Fisches gerade wie die Froschhaut überall Sitz einer von Aussen nach Innen gerichteten elektromotorischen Kraft ist, welche durch Aetzung sehr schnell zerstört wird". Beim Aal ist es nicht schwierig, die Haut selbst in toto abzustreifen oder Stücke davon abzupräpariren. Es ist aber durchaus erforderlich, dass der Fisch möglichst unversehrt und frisch zur Untersuchung kommt, da die elektromotorische Wirksamkeit sehr leicht schon durch geringfügige Schädigungen der Hautoberfläche eine dauernde Einbusse erfährt. Auch E. W. Reid und A. Tolputt (83) haben neuerdings an ermüdeten Thieren Umkehr des Stromes beobachtet.

Dem Sinne nach stimmt unter normalen Verhältnissen der „Ruhestrom" der Froschhaut, abgesehen von der in der Mehrzahl der Fälle beträchtlicheren Stärke, durchaus mit dem der Fischhaut überein, obschon der histologische Bau beider Objecte sehr wesentliche Verschiedenheiten darbietet. Schleimzellen kommen hier nicht wie bei den Fischen als Hauptbestandtheile des eigentlichen Oberflächenepithels, sondern fast ausschliesslich als solche der bekannten vielzelligen Hautdrüsen vor; das erstere besteht dagegen ganz vorwiegend

aus vieleckigen Stachel- und Riffzellen, von denen die der Cutis aufsitzenden eine mehr cylindrische Form besitzen, während sie nach oben hin sich immer mehr abflachen und schliesslich zu äusserst von einer einfachen Lage Plattenepithel überdeckt werden. Nur sehr vereinzelt finden sich im Epithel nahe der Oberfläche kleine flaschenförmige Becherzellen, welche jedoch nach F. E. Schultze nicht auf derselben münden.

In Bezug auf das Verhalten des normalen einsteigenden „Ruhestromes" der Froschhaut, der wohl zum grössten Theil auf die in grosser Zahl vorhandenen Hautdrüsen zu beziehen sein dürfte, sind vor Allem die ausgezeichneten Beobachtungen Engelmann's zu erwähnen, welche ich durchwegs zu bestätigen in der Lage war.

Am auffallendsten macht sich wieder die Abhängigkeit der elektromotorischen Kraft des Hautstromes von dem Wassergehalt des Gewebes geltend. Begreiflicher Weise wird der Strom um so schwächer gefunden, je trockener die Epidermis ist, da in Folge dessen der Leitungswiderstand ausserordentlich zunimmt. Einfaches Befeuchten mit Wasser oder verdünnter Kochsalzlösung steigert die Kraft in jedem solchen Falle rasch und sehr bedeutend. Die grössten bleibenden Kraftwerthe erhält man immer mit reinem Wasser. „Lässt man, wenn nach dem Abspülen mit Wasser die Kraft eine constante Höhe erreicht hat, einen Tropfen Kochsalzlösung von 0,2 % auffliessen, so nimmt die Kraft im Laufe einiger Minuten ab. Bei wiederholtem Auftröpfeln derselben Salzlösung pflegt sie dann noch weiter zu sinken, um allmählich auf beständiger Höhe anzukommen. Wiederaufgiessen von Wasser erhöht die Kraft schliesslich, oft bis genau zur selben Höhe wie vor dem Aufbringen der Salzlösung" (Engelmann). Rascher und energischer wirken noch stärkere Salzlösungen (0,4—0,8 %). Diese Erfahrungen über den ausserordentlich bedeutenden Einfluss selbst schon sehr geringer Concentrationsänderungen auf die Grösse der Kraft des Hautstromes lassen sich selbstredend nicht auf Veränderungen des Leitungswiderstandes zurückführen, sondern beruhen zweifellos auf Schwankungen der elektromotorischen Thätigkeit der wirksamen Zellen, welche mit den Veränderungen des Wassergehaltes derselben Hand in Hand gehen. Mechanischen Insulten (Druck, Zerrung) gegenüber ist die Froschhaut viel weniger empfindlich als etwa die Zunge. Immerhin sah Engelmann (l. c.) die Kraft nach starker Zerrung in wenigen Augenblicken von 0,1 Daniell auf 0,006 Daniell sinken. Durch anhaltende Kältewirkung nimmt der einsteigende normale „Ruhestrom" stets mehr oder weniger ab, ohne sich jedoch umzukehren. Bei einer Temperatur von + 4° C. beobachtete Engelmann noch Kraftwerthe von 0,08 Daniell. Plötzlichen positiven Wärmeschwankungen, welche bereits von einer höheren Temperatur ausgehen, entsprechen in der Regel negative Kraftschwankungen, deren Dauer und Grösse mit zunehmender Grösse, Dauer und räumlicher Ausbreitung der Temperatursteigerung wächst. Von chemischen Agentien erwies sich vor Allem die Kohlensäure als eine Substanz, bei deren Einwirkung die Kraft des Hautstromes „mit ausserordentlicher Schnelligkeit" sinkt. Oft sah Engelmann dieselbe schon im Laufe der ersten halben Minute auf ein Sechstel und weniger der ursprünglichen Höhe fallen. Wird das giftig wirkende Gas früh genug wieder entfernt (Durchsaugen von Luft oder Wasserstoff), so kann die Kraft wieder zu ihrer ursprünglichen Höhe ansteigen. Aehnlich, nur grad-

weis verschieden wirken auch Anaesthetica, wie Chloroform und Aether, welche ebenfalls schon in kleinster Menge starke negative Schwankungen hervorbringen.

Auch bei Sauerstoffmangel wird der Hautstrom nach längerer Zeit schwächer und kann nach 1—2 Stunden bis auf Null gesunken sein. Bei Wiederzutritt der Luft steigt die Kraft dann rascher an, als sie vorher gesunken war, vorausgesetzt, dass die Sauerstoffentziehung nicht allzu lange andauerte.

Die grosse Variabilität der Haut- und Schleimhautströme, ihre ausserordentliche Abhängigkeit von den verschiedensten äusseren Einflüssen lässt von vornherein auch erwarten, dass der Erfolg künstlicher Reizung, sei es direct, sei es vom Nerven aus, sich je nach Umständen sehr mannigfaltig gestalten dürfte. Auch hier bietet wieder die Froschzunge bei Weitem die günstigsten Bedingungen für den Versuch, da ihre Drüsen von leicht darstellbaren Nerven versorgt werden.

Es wurde schon erwähnt, in wie hohem Grade die Stärke des normalen einsteigenden „Zungenstromes“ von mechanischen Einwirkungen selbst der leichtesten Art, welche die Oberfläche der Schleimhaut treffen, abhängig ist. Fast regelmässig findet man den Strom unmittelbar nach erfolgter Berührung mit der Spitze der ableitenden Elektrode in rascher Zunahme begriffen, und zwar ebensowohl am ausgeschnittenen, wie an dem noch in situ befindlichen Präparat. Dass es sich hierbei nur um die Ausgleichung einer durch den mechanischen Reiz der Berührung bedingten negativen Schwankung des Ruhestromes handelt, geht überzeugend aus dem Umstande hervor, dass bei geschlossenem Galvanometerkreise jede kleinste Verschiebung der Pinselspitze an der Zungenoberfläche oder gar ein leichtes Reiben der Ableitungsstelle sofort ein rasches Sinken der Kraft zur Folge hat, das in der Regel um so beträchtlicher ausfällt, je stärker der voll entwickelte Ruhestrom ist. Immer gleicht sich diese „negative Schwankung“ sehr rasch wieder aus, um beliebig oft hervorzutreten, wenn die Reizung wiederholt wird. Versuche, welche eigens darauf abzielen, den Grad der erforderlichen Reizstärke zu bestimmen, lehren, dass hierzu unter sonst günstigen Umständen in der That äusserst geringfügige Eingriffe genügen. Das Hinstreifen mit der Spitze eines Haares oder Auffallenlassen eines Tröpfchens physiologischer Kochsalzlösung bewirken fast immer schon eine deutliche Schwankung. Bei stärkerer, sich über eine grössere Fläche der Schleimhaut erstreckender Reizung nimmt dieselbe natürlich an Intensität zu, und es kann unter diesen Umständen bei nicht allzu starkem Ruhestrom leicht zu einer Umkehr desselben kommen, besonders wenn dazu von vornherein, etwa durch mässige Abkühlung, eine gewisse Tendenz gegeben ist. Schwach curarisirte Temporarien zeigen, bei kühler Temperatur in wenig Wasser aufbewahrt, oft einen verkehrten (aussteigenden) Ruhestrom von beträchtlicher Stärke, wenn man, unmittelbar nachdem der Unterkiefer mittels eines vorher durchgezogenen Fadens zurückgezogen wurde, die ableitenden Elektroden einerseits an die Zungenoberfläche, andererseits an die blossgelegten Schenkelmuskeln anlegt. Oft ist dieser zum Theil sicher auf die Abkühlung zurückzuführende, aussteigende Strom fast ebenso stark wie der normale einsteigende, nimmt aber stets rasch ab, wenn die

Elektroden ruhig liegen bleiben, um schliesslich umgekehrt, d. h. normal zu werden. Während dieser ganzen Zeit genügt die geringste Reibung mit der die Zunge berührenden Pinselspitze, um sofort einen Rückschwung des Magneten im Sinne einer Verstärkung des aussteigenden Stromes, beziehungsweise einer Verminderung des einsteigenden herbeizuführen, worauf immer wieder rascher Rückgang erfolgt. Es ist zweifellos, dass in solchem Falle der verkehrte Strom unmittelbar nach dem Oeffnen des Rachens nur theilweise durch die vorhergehende Abkühlung bedingt wird, grösstentheils aber auf die nicht zu vermeidende mechanische Reizung der Schleimhaut beim Ablösen der Zunge vom Gaumen, dem sie in der Ruhelage adhärirt, zurückzuführen ist.

Auch der normale einsteigende Strom zeigt sich unter gleichen Umständen fast immer, offenbar aus gleichem Grunde, erheblich vermindert, zuweilen sogar fast gleich Null. Wenn man eine und dieselbe Stelle der Zungenschleimhaut, die zunächst auf leichtes Reiben mit der Pinselspitze sehr stark reagirt (im Sinne einer Abnahme der Negativität), wiederholt in gleicher Weise reizt, so fällt die negative Schwankung bei jeder folgenden Reizung schwächer aus, und schliesslich tritt gar keine Reaction mehr ein; der normale Ruhestrom bleibt ungeachtet der Reizung in seiner Stärke unverändert. Bisweilen macht es den Eindruck, als ob die Kraft des letzteren in Folge vorhergehender localer mechanischer Reizung merklich zunehmen würde; indessen ist zur Feststellung dieser und anderer Fragen das angewendete Verfahren wenig geeignet, und es erscheint wünschenswerth, einen in seiner Intensität und Dauer besser abstufbaren Reiz zu verwenden. Als solcher empfiehlt sich natürlich am meisten der elektrische Strom, und zwar in Form tetanisirender Wechselströme eines Inductionsapparates.

Verbindet man die secundäre Spirale mit zwei Elektroden aus Platindraht und bringt dieselben bei einer Spannweite von etwa 3—5 Millimetern mit der feuchten Oberfläche eines Blockes aus Kochsalzthon, wie er auch zur Untersuchung der Zungenströme benützt wird, in Berührung, während die eine Pinselelektrode die Seitenfläche, die andere dagegen die Oberfläche des Blockes zwischen beiden Platindrähten ableitend berührt, so beobachtet man an dem im Kreise befindlichen Galvanometer keine Spur von Ablenkung, wenn bei spielendem Wagner'schen Hammer der Kreis der secundären Spirale geschlossen wird und die Rollen nicht übereinandergeschoben sind; aber selbst im letzteren Falle treten gewöhnlich nur ganz schwache Wirkungen auf das Galvanometer hervor, welche die später zu schildernden Reizerfolge in keiner Weise zu beeinträchtigen vermögen. Ehe ich dazu schritt, diese letzteren an der lebenden Zunge zu prüfen, habe ich mich natürlich durch wiederholte Versuche auch vergewissert, dass das vorerwähnte Resultat mit dem Thonblock keine Aenderung erfährt, wenn ein elektromotorisch unwirksames, abgestorbenes Zungenpräparat aufgelegt wird.

Stellt man derartige Reizversuche dagegen an normalen Zungenpräparaten an, welche in der früher geschilderten Weise hergerichtet und abgeleitet werden, so beobachtet man unter Umständen enorm starke Wirkungen, und zwar fast ausnahmslos im Sinne einer negativen Schwankung des einsteigenden Ruhestromes.

Wieder zeigt sich in sehr auffallendem Grade die Abhängigkeit der Grösse des Reizerfolges von der Stärke des Ruhestromes, was sich ebenso sehr in dem Grade der Ablenkung bei einer gegebenen Reizintensität, wie in dem Umstande äussert, dass ein um so geringerer Rollenabstand erforderlich ist, um eine Ablenkung von gewisser Grösse zu erzielen, je geringer die Kraft des Ruhestromes ist. Bei sehr beträchtlichen Werthen der letzteren habe ich nach vorhergehender Compensation oft schon bei einem Rollenabstand von 160 (im primären Kreise befand sich ein Daniell) eine negative Schwankung beobachtet, welche die Scala weit aus dem Gesichtsfelde warf. Dabei war die Gestalt- und Lageveränderung der Zunge in Folge directer Muskelreizung noch so geringfügig, dass schon hierdurch der Verdacht ausgeschlossen erscheint, die erwähnten Wirkungen möchten etwa durch jene bedingt oder wenigstens mitbedingt sein. Immerhin lässt sich nicht leugnen, dass die genannten, bei stärkeren Strömen unvermeidlichen Nebenwirkungen eine recht unerwünschte Complication bilden, und ich habe mich daher noch durch besondere Controllversuche davon überzeugen wollen, bis zu welchem Grade die am Galvanometer zu beobachtenden Reizerfolge hierdurch beeinflusst werden. Es ist nicht schwer, die elektromotorische Wirksamkeit der Zungenschleimhaut local an der Ableitungsstelle oder auch an der ganzen Oberfläche zu vernichten, ohne dass dabei zunächst die tiefer gelegenen Muskeln und damit die Beweglichkeit der Zunge beeinträchtigt werden. Hat man sich in einem gegebenen Falle von dem Eintreten der negativen Schwankung bei einem bestimmten Rollenabstand überzeugt und bringt nun ein Kochsalzkörnchen an die Pinselspitze der Zungenelektrode, so folgt dem unmittelbar (zum Theil in Folge chemischer Reizung) eine sehr rasche und starke Abnahme der Kraft des einsteigenden Ruhestromes. Dieselbe Reizung wie vorher ist nun unwirksam, obschon sich die Zungenmusculatur nach wie vor contrahirt. Dasselbe Resultat lässt sich auch bei vorsichtiger Behandlung der Schleimhaut mit gasförmigem oder gelöstem NH_3 erzielen. Kann es demnach auch wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die durch Verschiebung der unter der ableitenden Elektrode sich contrahirenden Zunge bedingte mechanische Reizung mit in Betracht kommt, so kann doch andererseits als ebenso feststehend betrachtet werden, dass der Haupterfolg in diesem Falle der elektrischen Erregung der Schleimhaut zuzuschreiben ist. Als ein Beweis hierfür darf auch das Verhalten kleiner Fragmente derselben gelten, welche durch flache Scheerenschnitte leicht von der darunterliegenden Muskelschicht abzutrennen sind. Dieselben liefern, wie schon erwähnt, auf Thon untersucht, nach einer kurzen Zeit der Ruhe in der Regel wieder einen kräftigen einsteigenden Strom, der bei tetanisirender Reizung ohne wesentliche Gestaltveränderung des Stückes eine starke negative Schwankung erfährt.

Von Interesse ist das Verhalten der abgekühlten, im entgegengesetzten Sinne elektromotorisch wirkenden Zungenschleimhaut; es erfolgt nämlich auch in diesem Falle in der Regel eine negative Schwankung, d. i. eine Schwächung der Kraft des aussteigenden Stromes; doch ist diese Wirkung immer viel geringer, und es bedarf dazu auch viel stärkerer Ströme, als bei normalem einsteigenden „Ruhestrom“. Während dieser Befund die Regel bei Anwendung schwächerer Wechselströme bildet, beobachtet man bei geringerem

Rollenabstande unter sonst gleichen Umständen sehr oft nach einem negativen grösseren oder kleineren Vorschlag eine positive Schwankung, d. i. eine vorübergehende Zunahme des im Rückgange befindlichen aussteigenden Stromes.

Was nun schliesslich den zeitlichen Verlauf der Schwankung betrifft, so ist derselbe bei einsteigendem Ruhestrom sehr charakteristisch. Ausnahmslos lässt sich ohne alle feineren Hülfsmittel ein Latenzstadium („Stadium der latenten elektromotorischen Wirkung", Engelmann) constatiren, dessen Grösse vor Allem von der Stärke der Reizung und zwar in dem Sinne abhängt, dass es mit wachsender Stromstärke abnimmt. Die Ablenkung beginnt dann zunächst langsam, um weiterhin rasch ihren grössten Werth zu erreichen; in der Regel beginnt der Rückschwung des Magneten noch während der Fortdauer der Reizung und verläuft, wenn der secundäre Kreis geschlossen bleibt, sehr oft zögernd und stockend, ab und zu unterbrochen durch kurze Rückbewegungen im Sinne der negativen Schwankung. Wird dagegen die Reizung beendet, sobald das Maximum der Ablenkung erreicht ist, so erfolgt immer ein rascher und gleichmässiger Rückschwung des Magneten, wobei die Stromkraft nicht nur ihre anfängliche Höhe wieder erreicht, sondern fast regelmässig in erheblichem Grade übersteigt, so dass man wohl berechtigt ist, zu sagen, der negativen Schwankung schliesse sich weiterhin eine schwächere positive Nachschwankung an, die sich verhältnissmässig langsam entwickelt und noch langsamer wieder zurückbildet. Schaltet man zwischen je zwei Reizungen hinreichend lange Ruhepausen ein, so kann man die Versuche mit immer gleichem Erfolge oft hinter einander wiederholen, anderenfalls dagegen nimmt die Grösse der negativen Schwankung ziemlich rasch ab, indem jedesmal eine negative Nachwirkung zurückbleibt, so dass schliesslich die Stromkraft dauernd vermindert wird. Sehr wesentlich ist es auch, um eine allzu rasche Ermüdung des Präparats zu vermeiden, dass die einzelnen Reizungen nicht zu lange dauern; anhaltendes Tetanisiren schwächt den einsteigenden Strom bald und dauernd. Es wurde schon erwähnt, dass die negative Schwankung des einsteigenden Ruhestromes in ausserordentlich hohem Grade von der Stärke dieses letzteren abhängt und mit der Kraft desselben sehr rasch abnimmt. Es lässt sich dies am besten an Präparaten untersuchen, deren normale elektromotorische Wirksamkeit vorher in verschiedenem Grade durch Behandlung mit wasserentziehenden Salzlösungen verändert wurde.

Es zeigt sich dann ausnahmslos, dass die negative Schwankung bei directer Reizung der Zungenschleimhaut um so geringer ausfällt, je schwächer der einsteigende Strom ist. Bald tritt aber auch noch eine andere Erscheinung hervor, indem sich allmählich ein positiver Vorschlag und eine positive Nachwirkung entwickeln, zwischen welchen die negative Schwankung so zu sagen eingeschlossen liegt. Bisweilen fehlt die letztere ganz, und es erfolgt selbst bei starker Reizung nur eine einsinnig-positive Ablenkung von oft sehr erheblicher Stärke. Doch ist dies nur bei sehr weit vorgeschrittener Wasserentziehung der Fall.

Mit Rücksicht auf die eben mitgetheilten Thatsachen, welche sich ausschliesslich auf die Erfolge der directen Reizung der Zungenschleimhaut beziehen, darf ich mich bei Erörterung der folgenden, die indirecte Erregung vom Nerven aus betreffenden Erscheinungen

um so kürzer fassen, da dieselben, wie gleich hier bemerkt sein mag, in allen wesentlichen Punkten mit jenen übereinstimmen. Hermann und Luchsinger (79), welche die „Secretionsströme" der Froschzunge bei Ableitung von zwei symmetrischen Schleimhautpunkten und Reizung des N. glossopharyngeus oder hypoglossus untersuchten, drücken das „völlig regelmässige" Resultat ihrer Versuche folgendermaassen aus: „Die Reizung eines Glossopharyngeus bewirkt in der erregten Schleimhaut nach einem deutlichen Latenzstadium einen zuerst einsteigenden Strom, der aber sofort einem aussteigenden Platz macht; dann aber stellt sich, gleichgültig, ob die Reizung schon beendet ist oder fortgesetzt wird, wieder ein mächtiger einsteigender Strom ein, der die Reizung, falls sie nicht fortgesetzt wird, lange überdauert, langsam ein Maximum erreicht und dann äusserst langsam wieder schwindet." Wie man sieht, stimmt dies Ergebniss im Allgemeinen mit den Resultaten der directen Reizversuche überein, wenn man von dem positiven Vorschlag und der nach meinen Erfahrungen immer viel weniger stark ausgeprägten positiven Nachwirkung der negativen zweiten Phase absieht, die ich in der von Hermann geschilderten Weise nur an Präparaten beobachtete, deren normale elektromotorische Wirksamkeit schon erheblich abgeschwächt war. Meine eigenen Versuche beziehen sich durchwegs auf überwinterte Exemplare von R. temporaria während der Monate Januar und Februar. Ich hielt es namentlich auch mit Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der schon besprochenen und im Folgenden noch zu erörternden Versuchsreihen für zweckmässig, an der Ableitung von der oberen und unteren Fläche der Zunge festzuhalten und den unter diesen Umständen fast ausnahmslos vorhandenen starken einsteigenden Strom zu compensiren. Meist wurden die Frösche kurz vor dem Versuche ganz schwach, nur eben bis zur Bewegungslosigkeit, curarisirt, da es mir schien, dass durch eine länger vorhergehende Vergiftung die Reizwirkungen sehr wesentlich geschwächt werden, wenngleich die Circulation in ganz normaler Weise erfolgte und das Herz kräftig schlug. In Uebereinstimmung mit Hermann und Luchsinger fand ich sowohl den N. glossopharyngeus wie auch den Hypoglossus wirksam, und es machte sich höchstens ein gradweiser Unterschied zu Gunsten des ersteren bemerkbar. Da derselbe ausserdem rascher und bequemer zu präpariren ist, so beziehen sich die folgenden Angaben fast durchwegs auf ihn. Ich fand bei normalem, kräftig entwickeltem einsteigenden Ruhestrom als Erfolg der Reizung des Nerven ausnahmslos eine einsinnige negative Schwankung, deren Grösse allerdings in der schon mehrfach erwähnten Weise von der Kraft des compensirten Stromes abhängig ist; dieselbe macht sich kurze Zeit (1—3 Sekunden) nach Beginn der Reizung bemerkbar und erreicht oft sehr beträchtliche Grade. Niemals sah ich aber einen starken normalen Strom sich in Folge der Reizung umkehren. In der Regel beginnt bei länger fortgesetzter Reizung des Nerven der Rückschwung des Magneten noch während derselben, und wieder zeigen sich dann häufig Oscillationen, indem der Rückgang durch neuerliche Anstösse im Sinne der negativen Schwankung unterbrochen wird. Oeffnet man den Reizkreis in dem Momente, wo der Magnet eben umzukehren im Begriffe steht, oder auch schon etwas früher, so erfolgt die Entwicklung des ursprünglichen Stromes wesentlich rascher als bei Fort-

dauer der Reizung; auch lässt sich leicht und regelmässig constatiren, dass die Rückbildung der negativen Schwankung mit zunehmender Geschwindigkeit erfolgt und ebenso ist es Regel, dass durch die Reizung der ursprüngliche Ruhestrom verstärkt wird, wie dies auch Hermann angiebt. Niemals aber war bei meinen Versuchen diese positive „Nachschwankung" stärker oder auch nur annähernd so stark wie die vorhergehende negative Schwankung; eine diese letztere einleitende positive Phase habe ich unter normalen Verhältnissen nur wenige Mal angedeutet gesehen und kann derselben ebensowenig wie der positiven Nachschwankung jene Bedeutung zuerkennen, die ihr nach Hermann zukommen würde; meinen Erfahrungen zu Folge bildet vielmehr gerade die negative Schwankung des einsteigenden Ruhestromes in jedem Falle unzweifelhaft den eigentlichen und charakteristischen Reizerfolg, während die positiven Wirkungen dagegen stets in den Hintergrund treten. Damit soll nun allerdings keineswegs gesagt sein, dass nicht unter anderen Umständen das Gegentheil der Fall sein könnte. Der vorstehende Satz bezieht sich nur auf Zungenpräparate, welche das gewöhnliche Verhalten, d. h. einen kräftigen einsteigenden Schleimhautstrom, zeigen. Dann ist es aber auch gleichgültig, in welcher Weise die Ableitung desselben erfolgt. Ich habe entweder am ganzen, unversehrten Frosch von der Musculatur des Schenkels und der Zungenoberfläche abgeleitet oder bediente mich des schon beschriebenen Unterkieferpräparates, das leicht im Zusammenhang mit dem Nervus glossopharyngeus hergestellt werden kann, so dass die betreffenden Versuche mit den früheren direct vergleichbar sind. Das letzterwähnte Verfahren ermöglichte es nun auch, den Erfolg der Nervenreizung an solchen Zungenpräparaten zu prüfen, deren einsteigender „Ruhestrom" durch Behandlung mit stärkeren (0,8—1,5 %) NaCl-Lösungen geschwächt oder gar umgekehrt wurde. Da der Nerv bei nicht zu langer Einwirkung durch Lösungen von der erwähnten Concentration kaum wesentlich geschädigt wird, so dürften die dann zu beobachtenden Reizerfolge (Erscheinungen) der Hauptsache nach auf die zweifellos vorhandenen Veränderungen der gereizten Drüsenzellen zurückzuführen sein. In solchen Fällen habe ich wiederholt Reizerfolge beobachtet, welche den von Hermann und Luchsinger geschilderten durchaus entsprachen, indem eine stärkere positive Wirkung durch eine schwächere negative zeitweise unterbrochen wurde.

Wie man sieht, herrscht hinsichtlich der elektromotorischen Wirkungen, welche bei directer oder indirecter Reizung der Zungenschleimhaut hervortreten, fast in allen Punkten völlige Uebereinstimmung, und es liegt hierin zugleich ein neuer Beweis dafür, dass es sich bei der angewendeten Methode der directen Reizung nur um Wirkungen handelt, welche von der Schleimhaut als solcher ausgehen. Eine andere, vorläufig allerdings nicht mit voller Sicherheit zu lösende Frage ist dagegen die, ob nicht wirklich im vorliegenden Falle die directe und indirecte Erregung insofern als identisch anzusehen sind, als auch bei der ersteren nur die in der Schleimhaut selbst gelegenen Nerven gereizt werden. Wir müssten ein Gift anwenden können, welches ähnlich wie Curare bei den quergestreiften Muskeln ohne Schädigung der Drüsenzellen selbst den Nerveneinfluss gänzlich aufhebt. Es liegt

nahe, an das Atropin zu denken, von dem es ja lange bekannt ist, dass es bei den verschiedensten Drüsen den Erfolg der Reizung secretorischer Nerven gänzlich und dauernd beseitigt; auch zeigten Hermann und Luchsinger bereits, dass dies in der That auch in Bezug auf die galvanischen Reizerfolge an der Froschzunge gilt; sowohl nach directem Aufträufeln auf die Zunge, wie nach subcutaner Injection bleibt jede, auch die stärkste Nervenreizung alsbald unwirksam, obschon, wie ich mich wiederholt überzeugt habe, die directe Erregung der Schleimhaut nach wie vor eine starke negative Schwankung des vorhandenen „Ruhestromes" zur Folge hat. Nach grossen Dosen und längerer Vergiftungszeit fand ich allerdings mehrfach nicht nur den einsteigenden Ruhestrom erheblich geschwächt, sondern auch den Erfolg der directen elektrischen Reizung auffallend gering. Immerhin wird man wohl annehmen dürfen, dass Atropin zunächst hauptsächlich die Drüsennerven lähmt, ohne die Zellen noch wesentlich zu schädigen.

Man darf es als festgestellt betrachten, dass nicht nur die Drüsen der äusseren Haut, sondern fast sämmtliche drüsige Organe durch Pilocarpin in ihrem Thätigkeitszustand ganz wesentlich beeinflusst werden, und zwar im Sinne einer langandauernden, energischen Reizung. Da ich selbst seiner Zeit die Wirkung der Pilocarpinvergiftung auf das morphologische Verhalten der Zungendrüsen des Frosches zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung gemacht hatte (80), so war es mir von um so grösserem Interesse, die begleitenden galvanischen Erscheinungen kennen zu lernen. In mehrfach wiederholten Versuchen, wobei die Frösche (nicht curarisirt) 1 ccm einer 2 % Lösung von Pilocarp. muriat. unter die Rückenhaut erhielten, fand ich bei der etwa 2 Stunden später vorgenommenen Untersuchung ausnahmslos den einsteigenden Schleimhautstrom der mit einer deutlichen Secretschicht bedeckten Zunge ungewöhnlich kräftig und oft geradezu colossal entwickelt. Dementsprechend war auch die negative Schwankung bei directer wie indirecter Reizung ausserordentlich stark, und ich wüsste kein Mittel, welches geeigneter wäre, das oben als normal geschilderte Verhalten der Zunge so zu sagen in noch verstärktem Maasse vor Augen zu führen, als gerade die Pilocarpinvergiftung.

Mit Rücksicht auf die Wirkungsweise derselben war von vornherein zu erwarten, dass auch eine längere Zeit hindurch fortgesetzte Reizung der secretorischen Nerven einen ähnlichen Erfolg haben würde. Wie bei den Speicheldrüsen, so gelingt es bekanntlich auch bei den Schleimdrüsen der Froschzunge, durch Einschaltung eines Metronoms in den Kreis der secundären Spirale die Reizung der entsprechenden Absonderungsnerven über Stunden auszudehnen, ohne eine allzu rasche Ermüdung der Drüsen befürchten zu müssen. Dabei treten in beiden Fällen tiefgreifende histologische Veränderungen hervor, welche mit dem Absonderungsvorgange in engstem Zusammenhang stehen (80).

Beobachtet man während einer solchen rhythmischen Dauerreizung die elektromotorischen Erscheinungen an der dann am besten in situ befindlichen blutdurchströmten Zunge, so zeigt sich ausnahmslos nach einer kürzeren oder längeren Periode, während welcher der anfängliche Ruhestrom in Folge des Ueberwiegens der gegensinnigen Stromkraft (negative Schwankung) geschwächt erscheint, ein allmähliches, meist ungleichmässig erfolgendes Anwachsen des ursprünglichen ein-

steigenden Stromes, das offenbar der positiven Nachwirkung bei kurzdauernder Reizung entspricht und unter Umständen einen bedeutenden Grad erreichen kann. Stets bleibt aber auch nach lange fortgesetzter Reizung der Schleimhautstrom einsteigend.

Directer elektrischer oder mechanischer Reizung sind natürlich auch die Rachen- und Cloakenschleimhaut fähig, und es zeigen sich hier im Wesentlichen dieselben Erscheinungen wie bei der Zunge, nur ist die Empfindlichkeit im Allgemeinen eine geringere. Während, wie oben gezeigt wurde, jede leiseste Berührung der Zungenschleimhaut sofort eine nach Aufhören der Reizung sich rasch wieder ausgleichende negative Schwankung des normalen einsteigenden Stromes zur Folge hat, ist dies bei Weitem nicht in dem Maasse bei der Rachen- oder Cloakenschleimhaut der Fall; hier bedarf es schon verhältnissmässig stärkerer Druck- oder Zugwirkungen, um eine erheblichere Schwächung des „Ruhestromes" herbeizuführen, die sich dann allerdings in derselben Weise äussert, wie an der Zunge. Viel bessere und für genauere Untersuchungen allein brauchbare Resultate liefert locales Tetanisiren mit Inductionsströmen. Bezüglich der angewendeten Methode kann ich durchaus auf das oben hierüber schon Mitgetheilte verweisen. Handelt es sich um ein Präparat der Rachenschleimhaut mit sehr starkem einsteigenden Strom, und reizt man bei allmählich sich verringerndem Rollenabstand, so beobachtet man in der Regel schon bei schwachen Strömen (RA = 180) eine ganz deutliche einsinnig-negative Schwankung des compensirten „Ruhestromes", deren Betrag bei weiterer Annäherung der Rollen rasch zunimmt, aber selbst im günstigsten Falle nicht so weit geht, dass, wie so häufig unter gleichen Umständen an der Zunge, die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwindet. Durch ein leichtes Zögern bei Beginn der Ablenkung verräth sich bisweilen das Vorhandensein einer gegensinnigen Kraft, die, wie gleich zu erwähnen sein wird, unter anderen Umständen ihrerseits zu einer positiven Schwankung führt. Wird die Reizung unterbrochen, ehe noch das Scalenbild vollständig zur Ruhe gekommen ist, so erfolgt der Rückschwung des Magneten Anfangs rasch, später langsamer bis auf Null, bisweilen sogar darüber hinaus im Sinne einer Verstärkung des ursprünglichen Stromes (positive Nachschwankung). Ganz wesentlich ändert sich das Bild der Reizwirkungen, wenn die Kraft des einsteigenden „Ruhestromes" minder bedeutend ist. Wie bei der Zunge, nur vielleicht in noch höherem Maasse, hängt die Stärke der negativen Schwankung von der anfänglichen Intensität der normalen elektromotorischen Wirkung der Schleimhaut ab. Sinkt dieselbe unter einen gewissen Grenzwerth herab, so tritt ganz regelmässig an Stelle der einsinnig-negativen Schwankung eine doppelsinnige und bei sehr schwacher Reizung eine einsinnig-positive Schwankung auf. Im Einzelnen gestalten sich dann die Reizerfolge sehr verschiedenartig und zum Theil recht complicirt. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass erstlich die positive Schwankung um so mehr überwiegt, je schwächer von vornherein der vorhandene einsteigende Schleimhautstrom ist, während andererseits die negativen Wirkungen bei zunehmender Reizstärke mehr und mehr in den Vordergrund treten, so dass bei sehr angenäherten Rollen des Inductionsapparates in der Mehrzahl der Fälle nur oder doch sehr vorwiegend negative Schwankung erfolgt, deren

mehr oder weniger verzögerter Eintritt dann oft noch das versteckte Vorhandensein der Gegenkraft verräth; in gleichem Sinne ist sicher auch das rasche Zurückschwingen des Magneten nach der Ruhelage hin, ja über dieselbe hinaus zu deuten, wie man es besonders häufig bei geringerer Reizintensität zu beobachten Gelegenheit hat; die primäre, zunächst eintretende, negative Schwankung übertrifft dann immer an Grösse die darauf folgende positive, welche sich deutlich durch die (bei geschlossenem Reizkreis erfolgende) rasche Umkehr des im Sinne der negativen Schwankung abgelenkten Magneten verräth; von da ist nur noch ein Schritt zu jenem Verhalten, wo sich das Grössenverhältniss der beiden gegensinnigen Ablenkungen umkehrt und die negative Schwankung nur noch als kurzer Vorschlag zu der darauffolgenden positiven erscheint, welche unter diesen Umständen oft recht erhebliche Grade erreichen kann, wenn die durch sie verursachten Ablenkungen auch niemals den stärkeren negativen gleichkommen. Schliesslich kann (bei der geringsten wirksamen Reizintensität) jeder direct sichtbare Ausdruck der negativen Schwankung gänzlich fehlen, und nur ein mehr oder weniger ausgeprägtes Zögern der positiven Ablenkung deutet ihr Vorhandensein noch an. An abgekühlten Präparaten, deren einsteigender Strom gleich Null war, habe ich selbst bei übergeschobenen Rollen des Inductionsapparates nur rein positive Ablenkungen (im Sinne der ursprünglichen Stromkraft) von nicht sehr beträchtlicher Stärke erzielt. In einfachster Weise lässt sich natürlich der Verdacht beseitigen, dass die geschilderten Reizerfolge etwa durch Fehlerquellen irgend welcher Art bedingt seien; man braucht nur, wie dies auch oben schon eingehend erörtert wurde, die Schleimhaut elektromotorisch unwirksam zu machen oder gänzlich zu entfernen, um sich sofort zu überzeugen, dass dann selbst bei Anwendung der stärksten Ströme alle Reizwirkungen gänzlich fehlen.

Ganz ähnlich wie die flimmernde Rachenschleimhaut verhält sich bei elektrischer Reizung auch die flimmerlose Cloakenschleimhaut, sowie die Haut des Blutegels. Wie dort, ja vielleicht in noch höherem Grade, macht sich der Einfluss der anfänglichen Kraft des einsteigenden Stromes auf den Reizerfolg auch hier geltend. Die Reizschwelle liegt in der Regel noch wesentlich höher als bei der Rachenschleimhaut. Ehe es zu einem deutlich ausgeprägten Ausschlag in der einen oder andern Richtung kommt, macht sich oft ein unruhiges Oscilliren des Magneten bemerkbar, welches durchaus den Eindruck hervorbringt, als ob zwei gegensinnige Wirkungen mit einander kämpften. Schliesslich überwiegt bei schwachen Strömen fast regelmässig die Ablenkung im Sinne einer positiven Schwankung, während bei sehr genäherten oder gar übergeschobenen Rollen ausnahmslos das Gegentheil der Fall ist. Oft macht sich dann wohl auch ein kurzer positiver Vorschlag bemerkbar, dem erst die sehr viel stärkere negative Schwankung folgt. Nach Beendigung der Reizung gleicht sich die letztere fast immer sehr schnell und vollständig aus. In mehreren Fällen, wo der einsteigende „Ruhestrom“ eine ganz ungewöhnliche Intensität zeigte, sah ich, von den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen angefangen bis hinauf zu den stärksten, immer nur rein einsinnige negative Schwankungen, die dann Grade erreichten, wie man sie sonst

unter gleichen Umständen nur an der Zunge zu sehen gewohnt ist. So lieferte mir in einem Falle die über ein Korkrähmchen ausgespannte, von beiden Flächen abgeleitete Cloakenschleimhaut einer nicht curarisirten R. temporaria einen einsteigenden Strom von solcher Stärke, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfelde flog; nach Compensation derselben erfolgte schon bei einem Rollenabstand von 180 eine ganz deutliche negative Schwankung von mehreren Scalentheilen, und bei Rollenabstand 100 verschwand bei der Reizung das Ende der Scala aus dem Gesichtsfelde. Im Gegensatze zu der Rachenschleimhaut bleibt die Ablenkung, abgesehen von kleinen Oscillationen, ziemlich constant, solange die Reizung dauert, um sich nachher rasch auszugleichen. Ist die Cloakenschleimhaut, wie es immer der Fall zu sein scheint, wenn kein flüssiges Secret geliefert wird, stromlos oder nur sehr schwach einsteigend wirksam, so erhält man selbst bei stärkstem Tetanisiren mit übergeschobenen Rollen keine deutliche negative Schwankung, sondern entweder keine Wirkung oder meist schwache Ablenkungen im Sinne eines einsteigenden Stromes. Es beweist dies zugleich, dass die Reizerfolge von der Schleimhaut selbst abhängen und nicht etwa von den darunter liegenden Muskeln herrühren.

Im Wesentlichen übereinstimmend gestalten sich auch die Erfolge directer oder indirecter Reizung der drüsenreichen Amphibienhaut. Schon Engelmann (l. c. p. 136) hatte Versuche angestellt, bei welchen Hautstücke (von R. temporaria) durch einen einzelnen Schliessungs- oder Oeffnungsschlag eines gewöhnlichen Schlittenapparates gereizt wurden, wobei die Inductionsströme durch die ableitenden Elektroden selbst zugeführt wurden. Im Momente der Reizung war das Galvanometer ausgeschaltet und wurde auch zuvor festgestellt, dass die Inductionsströme die Elektroden nicht merkbar polarisirt zurückliessen. „Jede Reizung verräth sich sofort durch eine steile Abnahme der Kraft. Die Abnahme ist nicht nur relativ, sondern auch absolut um so grösser, je geringer der Rollenabstand, und bei gleicher Entfernung der Spiralen viel stärker für den Oeffnungs- als für den Schliessungsschlag. Nach der ersten, zweiten und dritten Erregung folgt (in einem speciellen Falle) der negativen eine positive Schwankung; der vierte Reiz aber schwächt die Kraft dauernd in beträchtlichem Grade, und der letzte, kräftigste Oeffnungsschlag drückt die Kraft beinahe auf Null herab und hinterlässt sie dauernd um etwa die Hälfte geschwächt.“ Mit diesen Befunden stimmen im Wesentlichen auch meine eigenen Beobachtungen überein, wenn Hautstücke, gleichgültig, von welchem Körpertheil stammend, auf einem Thonblock ausgebreitet, tetanisirend gereizt und während der Reizung gleichzeitig abgeleitet wurden. Handelte es sich dabei um Frösche (Temporarien), die in einem kühlen, frostfreien Raume in Gefässen gehalten wurden, deren Boden mit Wasser bedeckt war, so war die elektromotorische Wirksamkeit im Sinne eines „einsteigenden“ Stromes regelmässig und ausnahmslos eine sehr kräftige, und dem entsprach, wie in früheren Fällen, eine schon bei verhältnissmässig geringen Stromstärken hervortretende einsinnig-negative Schwankung, welche nach einer Latenzzeit von 1—2 Sekunden begann und ziemlich rasch ihren grössten Werth erreichte; als Nachwirkung der Reizung macht sich dann in der Regel eine mehr oder weniger beträchtliche Verstärkung des ursprünglichen

„Ruhestromes" bemerkbar, die sich nur langsam abgleicht und niemals auch nur annähernd der negativen Schwankung an Stärke gleichkommt.

Bei directer elektrischer Reizung der bloss Becherzellen enthaltenden Haut der Aalschnauze zeigte sich nach den Beobachtungen von Reid und Tolputt (83) ein ganz analoges Verhalten wie bei der Cloakenschleimhaut des Frosches, d. h. bei schwacher Reizung und wenig entwickeltem Ruhestrom eine positive, bei starker eine negative Schwankung des bestehenden einsteigenden Stromes, die stets sehr nachhaltig war. In der übrigen Haut des Aales kommen neben den in der Minderzahl vorhandenen Schleimzellen noch andersartige secretorische Elemente (Keulenzellen) vor, welche sich in Bezug auf elektromotorische Wirkungen bei der Reizung entgegengesetzt zu verhalten scheinen. Nach Reid und Tolputt (l. c.) beobachtet man hier nämlich bei stark entwickeltem einsteigenden Strom und starker Reizung regelmässig eine Verstärkung (positive Schwankung) desselben, und umgekehrt scheint schwache Reizung und geringe Intensität der bestehenden Stromkraft das Zustandekommen einer negativen Schwankung zu begünstigen.

Mit den Erfolgen der directen Reizung der Froschhaut stimmen nach meinen Erfahrungen die unter sonst gleichen Umständen gewonnenen Resultate der indirecten Erregung vom Nerven aus fast vollkommen überein. Roeber (l. c. p. 3) bediente sich einer Methode, welche es ermöglicht, in einer sehr schonenden Weise an der Haut des Unterschenkels zu experimentiren, und es dürfte diesem Verfahren der Vorzug vor dem von Hermann später besonders empfohlenen Rückenhautpräparat einzuräumen sein. Es ermöglicht unter allen Umständen eine viel schonendere Behandlung der Haut und gestattet ausserdem, abgesehen von der grösseren Resistenzfähigkeit des Präparates, viel leichter, die Einwirkung verschiedener Agentien auf den Erfolg der Reizung zu prüfen. Man kann sich entweder des ursprünglichen Verfahrens von Roeber bedienen, wobei nach Herstellung eines gewöhnlichen „stromprüfenden Froschschenkels" die Haut desselben, „welche bis über das Kniegelenk hinauf noch den ganzen Unterschenkel bedeckt, durch einen Zirkelschnitt am Fussgelenk von den unterliegenden Theilen getrennt, durch einen Längsschnitt an der vorderen Fläche gespalten und vom ganzen Unterschenkel bis in die Nähe des Kniegelenkes abpräparirt und zurückgeschlagen wird. Nunmehr wird der Unterschenkel unterhalb des Knies quer durchschnitten und entfernt, so dass man nur den Nervus ischiadicus, in Verbindung mit dem Kniegelenk und der Haut des Unterschenkels, zurückbehält". Um den Hautstrom abzuleiten, wird der freipräparirte Lappen auf einem Thonblock vorsichtig ausgebreitet, worauf die eine Elektrode an diesen letzteren, die andere in der Mitte der Aussenfläche der Haut angelegt wird. Noch bequemer und schonender ist die von Hermann (75) vorgeschlagene Modification; man benützt den ganzen, gerade nur bis zur völligen Bewegungslosigkeit curarisirten Frosch und kann so bei völlig erhaltener Circulation nach Freilegung des Beckenabschnittes beider Ischiadici (vom Rücken her) entweder von symmetrischen Punkten beider behäuteten Beine oder, was mehr zu empfehlen ist, von einer beliebigen Stelle der Unterschenkelhaut und der blossgelegten, unversehrten Muskeloberfläche des Oberschenkels derselben Seite ableiten. Letzterenfalls hat man es mit dem vollen

Hautstrom zu thun, welcher daher in der Regel vorher compensirt werden muss.

Bei Roeber's Versuchen zeigte sich nun, dass, wenn der einsteigende Hautstrom nur irgend beträchtlich war, durch die Reizung der Nerven stets eine mehr oder minder grosse Abnahme der Kraft bedingt wurde, und „da dies in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eintrat", so steht Roeber nicht an, „diese »negative Schwankung« des Drüsenstromes im Allgemeinen als die Folge der Reizung der Drüsennerven zu bezeichnen. Bei ursprünglich unbedeutender Grösse des Stromes hingegen wurde bisweilen statt der Abnahme eine Zunahme, statt der negativen eine positive Schwankung beobachtet". Auch Engelmann sah an demselben Object fast ausschliesslich eine Verminderung des Hautstromes als Folge der Nervenreizung hervortreten, mochte dieselbe elektrisch, chemisch oder mechanisch verursacht sein. Schon bei Einwirkung eines einzelnen kräftigen Schliessungsinductionsschlages auf den peripheren Ischiadicusstumpf beobachtete er ein vorübergehendes Sinken der Kraft um 25—30 Procent, das natürlich bei tetanisirender Reizung noch viel erheblicher ist. Der Verlauf einer so zu sagen elementaren Schwankung bei Erregung des Nerven durch einen einzelnen Momentreiz gestaltet sich nach Engelmann derart, dass „nach einem Latenzstadium, das bei schwachem Reize bis vier Sekunden, bei starkem weniger als $^1/_2$ Sekunde dauert, die Kraft mit Anfangs zunehmender, später abnehmender Schnelligkeit sinkt und bei schwachem Reize nach wenigen Sekunden, bei starkem nach 10—20 Sekunden ein Minimum erreicht; sofort nun steigt sie wieder, Anfangs mit wachsender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, und kommt nach einiger Zeit auf der anfänglichen Höhe wieder an". „Hierauf bleibt sie nun aber oft nicht stehen, namentlich nicht, wenn die Haut vor der Reizung längere Zeit geruht hatte. Sie steigt dann vielmehr im Laufe der nächsten Minute oder Minuten weiter, um so höher, je stärker die vorausgegangene Erregung war" (positive Nachschwankung), um nachher meist wieder langsam abzusinken. Bei öfters wiederholter Reizung fehlt die positive Nachschwankung, und es tritt jedesmal nur negative Schwankung auf. „Bei anhaltend tetanischer Reizung des Nerven hält die Schwächung der Kraft viel länger an: sie überdauert die Reizung. Nachher kann dann, falls die Reizung sehr stark war, die positive Nachschwankung fehlen, auch wenn sie sonst nach kürzerer Reizung sicher eingetreten sein würde. Die Kraft bleibt dann dauernd herabgesetzt, und neue Reizung giebt dann auch nur geringere Verminderung der Kraft."

Dem gegenüber fand Hermann (82) sowohl an der Haut des Unterschenkels, wie insbesondere an der Rückenhaut des Frosches als Erfolg der Nervenreizung entweder eine rein positive Schwankung, oder es ging dieser letzteren ein negativer Vorschlag voraus, „der aber meist sehr viel schwächer ist, als die positive Schwankung selbst", welche daher immer „die eigentliche Hauptwirkung" darstellt. Rein negative Schwankung sah Hermann an der Rückenhaut überhaupt nur zweimal, aber auch am Unterschenkel „nur in einer verschwindend kleinen Anzahl von Fällen" (drei unter 80 Fröschen). Der Gang der Ablenkung ist (an der Rückenhaut bei tetanisirender Reizung) nach Hermann folgender: „Zuerst bleibt das

Scalenbild einige Sekunden (2—4) vollkommen in Ruhe; nach dieser Latenz entwickelt sich eine ziemlich schnelle Ablenkung (im positiven Sinne), bleibt dann meist stehen, und nun folgt noch ein weiteres, langsames Anwachsen bis zum Maximum. Wird die Reizung fortgesetzt, so tritt gewöhnlich bald Umkehr und langsamer Rückgang ein; wird sie auf der Höhe der Ablenkung unterbrochen, so bleibt die Scala in der abgelenkten Stellung noch eine Zeit lang stehen oder setzt sogar ihren Gang noch eine kleine Strecke fort und kehrt dann langsamer, als sie abgelenkt wurde, in ihre ursprüngliche Stellung zurück." Dieselbe positive Ablenkung sah Hermann auch nach ganz kurz dauernder Reizung erfolgen: „Man sieht dann nach Beendigung derselben die Scala noch eine Weile still stehen und dann ihre Ablenkung in positiver Richtung ausführen, die aber in diesem Falle beträchtlich kleiner ist, als bei anhaltender Reizung." Man sieht, es handelt sich in der That um einen totalen Gegensatz der Resultate Hermann's und der früheren, der durch das häufigere Vorkommen eines „negativen Vorschlages" an der Haut des Unterschenkels nur wenig vermindert wird. Nun haben allerdings auch Roeber und Engelmann schon rein positive Reizerfolge an dem letztgenannten Präparate beobachtet, allein nur ganz ausnahmsweise und unter Umständen, wo es fraglich schien, ob die Erscheinung „als eine normale" aufzufassen ist. Es war dies nämlich insbesondere dann der Fall, wenn die Präparate nach langem Unbedecktsein im feuchten Raume „ausnehmend schwache" (einsteigende) Ströme zeigten und sehr bald aufhörten, reizbar zu sein. Später haben dann Bach und Oehler unter der Leitung Hermann's gefunden (81), dass erstlich die negative Schwankung des einsteigenden „Ruhestromes" der Haut ganz wesentlich von der Stärke des letzteren abhängt, eine Thatsache, auf welche oben schon wiederholt hingewiesen wurde, und dass andererseits in allen Fällen, wo, sei es durch Erwärmung über eine gewisse Grenze hinaus oder durch Bepinseln der Haut mit starker Kochsalzlösung, der „Ruhestrom" erheblich geschwächt wird, die negative Schwankung desselben bei Nervenreizung sich rasch vermindert und schliesslich einem „einsteigenden Secretionsstrom", d. i. einer positiven Schwankung, Platz macht. Man möchte hiernach vermuthen, dass Hermann es bei seinen Versuchen fast durchwegs mit Fröschen zu thun hatte, deren Hautstrom nur sehr wenig entwickelt war. Indessen hat Hermann neuerdings (82) Beobachtungen mitgetheilt, welche zeigen, dass in gewissen Fällen auch bei kräftig entwickeltem einsteigendem „Ruhestrom" vorwiegend oder ausschliesslich positive Schwankung bei Reizung der Hautnerven erfolgt. Dies zeigte sich auch an der Unterschenkelhaut des Laubfrosches, sowie an der Haut des Olmes (Proteus anguineus).

Wenn jede Schwächung des normalen einsteigenden Hautstromes das Zustandekommen gleichsinniger (positiver) Reizwirkungen begünstigt, so war von vornherein die Möglichkeit gegeben, dass auch bei gänzlich fehlendem „Ruhestrom" ein „aussteigender Secretionsstrom" zu Stande kommt. In der That zeigten Bach und Oehler, dass nach ganz kurz (6—8 Sekunden) dauernder Einwirkung einer gesättigten Sublimatlösung die Haut fast gar nicht elektromotorisch wirksam war, während dem ungeachtet Nervenreizung noch ziemlich

starke Ausschläge, und zwar immer im Sinne eines einsteigenden Stromes, gab. Ich kann Hermann nicht beipflichten, wenn er in dieser Thatsache einen zwingenden Beweis dafür erblickt, dass im Wesentlichen nur die Epithelschicht der ungereizten Haut der Sitz ihrer elektromotorischen Wirksamkeit ist, während nur die bei Nervenreizung hervortretenden Erscheinungen (die „Secretionsströme") wirklich eine Leistung der Drüsen darstellen. Denn abgesehen davon, dass schon von histologischen Gesichtspunkten aus diese Annahme wenig Wahrscheinlichkeit besitzt, ist es auch ganz gut denkbar, dass ungeachtet der kurzen Dauer des Sublimatbades doch Spuren der Substanz bis zu den Drüsenzellen vordrangen und deren normale elektromotorische Wirksamkeit im Sinne eines einsteigenden Stromes fast auf Null herabdrückten, ohne jene vollständig abzutödten. Dass aber unter Umständen, wo durch irgend welche Schädlichkeiten der einsteigende Strom Schleim secernirender Zellen mehr oder weniger geschwächt erscheint, bei directer oder indirecter Reizung gleichsinnige Wirkungen auftreten können, geht aus dem früher Mitgetheilten zur Genüge hervor.

Da, wie Engelmann gezeigt hat, der Feuchtigkeitszustand der Haut in Bezug auf die Stärke ihrer normalen elektromotorischen Wirksamkeit den bei Weitem wichtigsten Einfluss besitzt, wie dies übereinstimmend auch bei echten Schleimhäuten der Fall ist, so war von vornherein zu erwarten, dass es möglich sein würde, durch Veränderung des Wassergehaltes auch die bei Reizung der Haut hervortretenden galvanischen Wirkungen derselben ihrem Sinne nach in der schon angedeuteten Weise zu verändern. Einen Fingerzeig in dieser Richtung lieferten bereits die oben mitgetheilten Erfahrungen an der Zunge, Rachen- und Cloakenschleimhaut.

Bekanntlich verlieren Frösche, wenn sie nur einfach trocken gehalten werden, durch die Haut allmählich sehr viel Wasser, doch dauert es lange, ehe sie auf diese Weise in einem für die beabsichtigten Versuche hinreichenden Grade entwässert sind. Viel rascher kommt man zum Ziele, wenn man die Wirkung wasserentziehender Substanzen zu Hülfe nimmt. In kürzester Zeit kann man den Geweben des Froches sehr viel Wasser einfach dadurch entziehen, dass man eine stärkere Kochsalzlösung oder Glycerin in genügender Menge unter die Rückenhaut injicirt. Ich combinirte beide erwähnten Methoden in folgender Weise. Die Frösche werden, nachdem sie vorher gut abgetrocknet sind, in ein grosses, offenes, nur mit Drahtgitter bedecktes Glas gesetzt, dessen Boden und Wände mit einem trockenen, reinen Tuch ausgekleidet sind. Sie bleiben hier im warmen Zimmer mindestens 24 Stunden. Sodann werden sie möglichst schwach, doch bis zu völliger Bewegungslosigkeit, curarisirt und nach Eintritt der Lähmung 1—2 ccm einer 3—5 % Kochsalzlösung oder besser 0,5—1 ccm Glycerin in den Dorsallymphsack gespritzt. Nach zwei, höchstens drei Stunden ist dann die Entwässerung in der Regel genügend weit vorgeschritten, um die Untersuchung vornehmen zu können. Ich will hier auf alle sonst noch an derartig behandelten Fröschen hervortretenden Erscheinungen nicht näher eingehen, da dieselben zur Genüge bekannt sind und mit den hier zu schildernden Thatsachen in keinem unmittelbaren Zusammenhang stehen.

Prüft man in bekannter Weise die elektromotorische Wirksamkeit der Haut derartig „entwässerter" Frösche, sei es an einzelnen

ausgeschnittenen Stücken, sei es am ganzen unversehrten Thier, so fällt vor Allem die geringe Stärke des „einsteigenden" Stromes auf, der manchmal fast gänzlich fehlt. Es liegt dies sicher nicht allein an dem grösseren Widerstande der trockenen Haut, denn die Kraft hebt sich lange nicht, auch wenn die abgeleitete Hautstelle mit Wasser oder dünner Kochsalzlösung reichlich benetzt wird. Wird nun ein ausgeschnittenes Hautstück, gleichviel von welchem Körpertheile es stammen möge, direct gereizt, oder reizt man bei Ableitung von der äusseren Oberfläche der Haut des Unterschenkels und der blossgelegten Muskeloberfläche des gleichseitigen Oberschenkels den vom Becken her freigelegten Ischiadicus, so beobachtet man unter allen Umständen einen einsteigenden Strom, also eine positive Schwankung des „Ruhestromes", die entweder allein hervortritt oder von einem kurzen negativen Vorschlag eingeleitet wird. Niemals kommt es unter diesen Umständen, wie sonst, zu einsinnig negativen Ausschlägen. Hinsichtlich der Stärke der positven Wirkungen (immer im Sinne des einsteigenden „Ruhestromes") kommt es vor Allem auf das richtige Stadium der Entwässerung an, das zu treffen allerdings mehr Sache des Zufalls ist. In günstigen Fällen kann dann die positive Schwankung ebenso stark werden, wie sonst die stärkste negative Schwankung. Ich habe wiederholt Ablenkungen beobachtet, welche bei compensirtem Ruhestrom die Scala aus dem Gesichtsfelde trieben. Ist der letztere aber noch irgend erheblich, so fällt die positive Schwankung stets geringer aus, und der negative Vorschlag wird dementsprechend grösser. Bisweilen findet man den einsteigenden Hautstrom am Unterschenkel, unmittelbar nach der Präparation der N. ischiadici im Becken, ungeachtet der vorgängigen Wasserentziehung, auffallend stark, worauf dann im Verlauf des Versuches gewöhnlich eine ziemlich rasche Abnahme erfolgt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich dabei um eine (positive) Nachwirkung der durch das Abbinden bedingten Nervenreizung handelt. Man lässt in solchen Fällen am besten erst abklingen und reizt dann erst den Nerven elektrisch. Man erhält so viel stärkere positive Schwankungen als sonst.

Der Gang der durch diese letzteren bedingten Ablenkungen ist fast immer derart, dass nach Ablauf des Latenzstadiums und eventuell des negativen Vorschlages die positive Schwankung rasch einsetzt und dann allmählich langsamer wird, als ob eine Gegenwirkung sich geltend machte, unter Umständen selbst kurz anhält oder sogar im Sinne einer negativen Schwankung um ein Weniges zurückgeht; schliesslich bricht aber bei Fortdauer der Reizung die positive Wirkung wieder durch, und die Ablenkung wird noch eine beträchtlich stärkere. Ich bin geneigt, dieses Zögern im Fortgang der positiven Schwankung in der That auf die Gegenwirkung einer gleichzeitig angeregten negativen Schwankung zu beziehen, so dass hier wie überhaupt die wirklich beobachtete Ablenkung nur die resultirende aus zwei gegensinnigen Componenten darstellt. Es kommt stets nur auf das Ueberwiegen der einen oder anderen Kraft an.

Auf diesen Umstand dürfte es auch zu beziehen sein, dass in einem gewissen Stadium der Entwässerung, wie es am sichersten durch einfache Austrocknung des Frosches bei längerem Aufenthalt im ganz trockenen Raume ohne Wasser zu erzielen ist, die Reizung des Ischiadicus

bei Ableitung der Unterschenkelhaut, die dann in der Regel noch einen starken einsteigenden Strom giebt, bei der ersten Reizung gewöhnlich noch von einer deutlichen und ziemlich starken negativen Schwankung gefolgt ist, an die sich eine schwächere positive anschliesst. Bei Wiederholung der Reizungen in einem späteren Stadium beobachtet man dann manchmal gar keine ausgeprägte Wirkung; nur ein geringes Schwanken des Magneten nach der einen oder anderen Seite oder ein Oscilliren um die Ruhelage deutet auf einen Kampf antagonistischer Kräfte hin, die sich hier nahezu die Waage halten. Unter diesen Umständen kann es auch vorkommen, dass als Folgewirkung der tetanisirenden Reizung eine complicirte Schwankung resultirt, die aus vier Phasen besteht, einer anfänglichen negativen Ablenkung, die sehr bald durch eine wesentlich stärkere positive Phase unterbrochen wird, der schliesslich wieder ein Rückgang im Sinne einer negativen Schwankung sich anschliesst, worauf endlich der Magnet nochmals umkehrt und langsam im Sinne einer positiven Schwankung vorwärts geht. Dieser ganze complicirte Vorgang spielt sich dann während der Fortdauer der Reizung ab. Es gelingt am sichersten die Aufeinanderfolge aller einzelnen Phasen, um die es sich in solchen Fällen handelt, zu beobachten, wenn man einen Frosch in jenem Stadium der Entwässerung, wo die Unterschenkelhaut noch stark einsteigend wirkt und jede Reizung von einer deutlichen negativen Schwankung begleitet ist, der eine schwächere positive folgt, verbluten und mit präparirten Nerven im Zimmer liegen lässt, während von Zeit zu Zeit der Erfolg der Reizung geprüft wird; man sieht dann allmählich den einsteigenden Hautstrom abnehmen, wobei die negativen Reizerfolge immer geringer, die positiven dagegen immer stärker werden, und schliesslich (nach einem rasch vorübergehenden Stadium gänzlicher Wirkungslosigkeit) dominirend hervortreten.

Stets macht sich, wie schon Hermann hervorhob, bei den positiven Schwankungen im Gegensatz zu den negativen eine oft ziemlich anhaltende Nachwirkung geltend, indem die Ablenkung noch einige Zeit nach Beendigung der Nervenreizung zunimmt; auch erfolgt das Abklingen immer viel langsamer als das der negativen Schwankung.

Ein interessantes Verhalten boten Frösche (Temporarien) dar, welche während der zweiten Hälfte des Februar frisch eingefangen worden waren. Beliebige Hautstellen wirkten zunächst immer stark und im normalen Sinne elektromotorisch, so dass der Ausschlag oft über die Scala hinausging; Reizung des N. ischiadicus bewirkte dementsprechend an der Unterschenkelhaut eine starke und einsinnig negative Schwankung; dieselbe glich sich aber nur sehr langsam und unvollständig wieder aus, so dass eine starke und dauernde Schwächung des ursprünglichen Stromes resultirte, der dann in Folge einer abermaligen kurzen Reizung fast gänzlich schwand. Bei einem dritten Versuch erfolgte nun eine positive, von einem kurzen negativen Vorschlag eingeleitete Ablenkung. Bei einem anderen Frosch derselben Gruppe bewirkte gleich die erste Reizung eine so starke Schwächung des ursprünglichen einsteigenden Hautstromes, dass schon beim zweiten Versuch statt der negativen eine positive Schwankung hervortrat. Es ist dies abermals ein Beweis dafür, wie sehr der Charakter der Schwankung von der Stärke des „Ruhestromes“ mitbedingt wird. Zugleich lehren diese Erfahrungen aber auch, dass die von Engelmann versuchte Erklärung der positiven Reizwirkungen, wonach es sich

darum handelt, dass der positive Zuwachs, den in Folge der Befeuchtung der Hautoberfläche mit dem während der Nervenreizung entleerten Drüsensecret die freien Spannungen an der Aussenfläche der Epidermis erhalten, den negativen, von der Abnahme der Drüsenkräfte herrührenden, übercompensirt, nicht zutrifft. Dies hat zur Voraussetzung, dass die oberflächlichen Zellenlagen in Folge von Wasserverlust eine relativ isolirende Schicht bilden, „an deren Aussenfläche nur ein sehr kleiner Theil der durch die Drüsenkräfte gesetzten elektrischen Spannungen zu Tage tritt". Darum konnte es sich aber weder in den vorerwähnten Fällen, noch auch bei meinen Versuchen mit entwässerten Fröschen handeln. Denn ersteren Falls hatte überhaupt keine Wasserentziehung stattgefunden, und der starke anfängliche Hautstrom weist ausserdem darauf hin, dass die Drüsen von vornherein bei dem Zustandekommen desselben betheiligt waren. Letzteren Falls aber konnte ich selbst bei Lupenvergrösserung keine Spur von Absonderung während der Reizung an der Oberfläche der trockenen Haut entdecken, was unter normalen Verhältnissen so leicht ist. Auch bleibt das Resultat ungeändert, wenn die Hautoberfläche mit Wasser oder 0,5% Kochsalzlösung befeuchtet wird. Hermann hat übrigens später denselben Vorgang der Secretauspressung gerade umgekehrt zur Erklärung der negativen Schwankung des einsteigenden „Ruhestromes" der Haut (und Zunge) des Frosches herangezogen, indem er von der Voraussetzung ausging, dass die Hautdrüsen für gewöhnlich „nahezu als nach aussen abgeschlossen, also ohne galvanische Wirkung nach aussen" gelten können. Wird nun während der Reizung plötzlich durch Auspressen des flüssigen Inhaltes eine „vorher nicht vorhandene" Ableitung des einsteigenden Stromes des Drüsenepithels geschaffen, so kommt es unter der weiteren Voraussetzung einer gleichsinnigen elektromotorischen Wirksamkeit des übrigen Hautepithels für den Charakter des Reizerfolges nur darauf an, „in welchem Verhältniss die Kraft des Drüsenepithels zu der des Hautepithels steht". Ist die erstere grösser als die letztere, so entsteht ein positiver Zuwachs des Ruhestromes, ein „einsteigender Secretionsstrom". „Ist aber die Kraft des Drüsenepithels kleiner als die des Hautepithels, wie wir es für den Ruhezustand der Drüsen vermuthen dürfen, so wird der blosse mechanische Vorgang der Secretauspressung eine Verminderung des Ruhestromes machen, welcher aber sogleich die Vermehrung folgt, sobald die Nervenreizung die Zellen zur secretorischen Thätigkeit gebracht hat." Die Gründe, welche gegen diese Erklärung sprechen, muss ich ungeachtet der von Hermann neuerdings geltend gemachten Einwände (82) aufrecht erhalten und bin nach wie vor der Meinung, dass die Ableitungsbedingungungen ähnliche wie bei der Froschzunge sind.

Eine besondere Berücksichtigung verdienen die elektromotorischen Wirkungen der Magenschleimhaut ebensowohl vom rein theoretischen Standpunkte aus, wie mit Rücksicht auf die vielumstrittene Frage nach der Existenz besonderer, die Drüsen versorgender, secretorischer Nerven. Es wurde früher bereits erwähnt, dass, wie zuerst Rosenthal (73) fand, die Magenschleimhaut des Frosches in derselben gesetzmässigen Weise elektromotorisch wirksam ist, wie die äussere Haut der Fische und nackten Amphibien, indem bei Ableitung von der freien Innenfläche und der Muscularis meist ein kräftiger einsteigender Strom hervortritt, dessen Beziehungen zu

den Schlauchdrüsen Rosenthal kaum zweifelhaft schienen. Demungeachtet wird man im Hinblick auf die bisher mitgetheilten Erfahrungen noch eine andere Möglichkeit in Betracht ziehen müssen, da ja das gesammte Oberflächenepithel aus Elementen besteht, welche unzweifelhaft als einzellige Schleimdrüsen in demselben Sinne, wie die Becherzellen der Rachen- oder Cloakenschleimhaut oder wie die Drüsenzellen der Zunge des Frosches zu betrachten sind. Da diese nun zweifellos elektromotorisch wirksam sind, so darf man fast mit Bestimmtheit behaupten, dass, falls überhaupt die eigentlichen Magendrüsen elektromotorisch wirken, der beobachtete einsteigende Schleimhautstrom sich aus mindestens zwei Componenten zusammensetzt.

Um diese Frage womöglich zu entscheiden, stellte F. Bohlen (84) auf meine Veranlassung eine Reihe von Versuchen (zunächst am Frosch) an, deren Ziel es war, eventuell einen Einfluss der verdauenden Thätigkeit des Magens auf dessen elektromotorische Wirkungen nachzuweisen. Hängen diese letzteren wirklich von den Labdrüsen ab, so durfte man erwarten, eine wesentliche Aenderung im nüchternen Zustande und während der Verdauung zu finden. Dies war nun allerdings der Fall, aber nicht in dem erwarteten Sinne einer Verstärkung des „Ruhestromes" bei gefütterten Thieren, sondern im Gegentheil einer erheblichen Verminderung der Kraft. Nur in dem Falle, wenn unverdauliche, die Schleimhaut mechanisch reizende Stoffe, wie Steinchen, Holz u. s. w., in den Magen gebracht wurden, liess sich neben einer stark vermehrten Schleimabsonderung eine oft sehr beträchtliche Zunahme des normalen, einsteigenden Stromes nachweisen. In besonders auffallendem Grade zeigte sich dies nach Verabreichung von Bismuthum subnitricum, dessen scharfkantige Kryställchen als intensiver mechanischer Reiz zu wirken scheinen und in geradezu specifischer Weise die Schleimbildung befördern. Ist das unlösliche Salz bis in die Cloake vorgedrungen, so bewirkt es auch hier starke Schleimabsonderung und dementsprechend Zunahme des einsteigenden Stromes, der dann wie beim Magen die Scala meist weit aus dem Gesichtsfelde treibt. Im Uebrigen zeigt sich die elektromotorische Kraft der Magenschleimhaut in ähnlicher Weise von verschiedenen Umständen abhängig, wie die der früher besprochenen, nur Schleim absondernden Objecte. Dies gilt hinsichtlich der Temperatur, der Wasserentziehung und Quellung, der Anaesthetica u. A. Directe elektrische Reizung mit den rasch wechselnden Inductionsschlägen eines Schlittenapparates bewirkt erst bei geringem Rollenabstand eine negative Schwankung, der meist ein positiver Vorschlag vorausgeht. Die Stärke des ursprünglich vorhandenen Stromes ist dabei von wesentlicher Bedeutung, indem die der negativen Schwankung entsprechende Ablenkung so zu sagen im directen Verhältniss zur elektromotorischen Kraft des Präparates steht.

Auch bei Warmblütern (Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten) konnte Bohlen das Vorhandensein eines starken einsteigenden „Ruhestromes" constatiren. Nach Eröffnung der Bauchhöhle wurde durch ein Loch in der Magenwand eine unpolarisirbare, mit einem Thonpfropf verschlossene Röhrenelektrode eingeführt, während die andere der Aussenfläche des Magens anlag. Da dieser bei Kaninchen und Meerschweinchen fast immer reichlich mit Futtermassen gefüllt ist, so erfolgt die Ableitung von der Schleimhaut in diesem Falle unter Ver-

mittlung des Inhaltes, so dass gewisse Einwände naheliegend erscheinen. Zunächst ist daran zu denken, ob nicht durch die Erwärmung der immer ziemlich tief in das Innere des Magens vorgeschobenen einen Elektrode Anlass zur Entstehung von Thermoströmen gegeben wird, während andererseits durch den Mageninhalt selbst Spannungsdifferenzen verursacht werden könnten, die das Resultat der Beobachtung in unberechenbarer Weise zu trüben im Stande wären.

Was zunächst die erste Frage angeht, so überzeugt man sich leicht, dass die durch den Temperaturunterschied eventuell entstehenden Ströme nicht in Betracht kommen gegenüber den oft gewaltigen Wirkungen des physiologischen Schleimhautstromes. Die zweite Frage erledigt sich durch die Beobachtung, dass fast unmittelbar nach dem Tode des Thieres ein Absinken der elektromotorischen Kraft eintritt, das bald zu einer Umkehr des Stromes führt, dann aber auch dadurch, dass der Strom in gleicher Weise und in derselben Intensität hervortritt, wenn man entweder den Magen ausräumt und ausspült und direct von der Oberfläche der Schleimhaut ableitet, oder wenn der Magen an sich schon leer ist, was man bei Ratten leicht durch einige Hungertage erreicht.

Wie beim Frosch, schwankt auch beim Warmblüter die Intensität des Ruhestromes individuell innerhalb weiter Grenzen. Bisweilen, ja in der Regel ist derselbe so stark, dass die Scala weit aus dem Gesichtsfeld getrieben wird; in andern Fällen wieder beobachtet man nur Ablenkungen von wenigen Scalentheilen. Fast immer treten auch hier Oscillationen auf, deren Grösse sehr wechselt.

In sehr auffallender Weise beeinflusst beim Säugethier eine tiefe Narkose die Stärke des Stromes der Magenschleimhaut. Mit einiger Vorsicht gelingt es bei Anwendung von Chloroform oder Aether, denselben so weit zu schwächen, dass die Ablenkung kaum 10 Scalentheile beträgt. Es ist dann immer eine längere Zeit erforderlich, um den Strom wieder auf seine frühere Höhe zu bringen. Ob es sich dabei um eine directe oder indirect vermittelte Wirkung handelt, soll hier zunächst nicht weiter erörtert werden.

Wie beim Frosch, wird auch beim Warmblüter durch Einbringen von Wismuth (2—5 gr in Emulsion) die elektromotorische Kraft der Magenschleimhaut immer in einer ganz auffälligen Weise gesteigert, womit wieder eine leicht zu constatirende Vermehrung der Schleimabsonderung Hand in Hand geht.

Ein sehr auffallendes Ergebniss liefert die künstliche Reizung des N. vagus. Während beim Frosch der Erfolg nur in einer schwachen positiven Schwankung des einsteigenden Stromes besteht, die ebensowohl am ausgeschnittenen, wie an dem in situ befindlichen Magen hervortritt, entwickelt sich beim Säugethier nach einer rasch vorübergehenden Zunahme der einsteigenden Stromkraft regelmässig eine negative Schwankung, die so stark werden kann, dass der Strom nicht nur bis auf Null sinkt, sondern sich bisweilen sogar umkehrt, wobei der nunmehr aussteigend gewordene Strom unter Umständen die Stärke des ursprünglichen einsteigenden erreichen kann. Es lässt sich in sehr einfacher Weise zeigen, dass es sich hier nicht, wie man zunächst glauben könnte, um eine Wirkung secretorischer Nerven handelt, sondern nur

um eine Folgeerscheinung der durch die Verlangsamung resp. den Stillstand des Herzens bedingten Circulationsstörung, in erster Linie also wohl der starken Blutsdrucksenkung. Es ergiebt sich dies nicht nur aus der zeitlichen Coïncidenz der letzteren und der negativen Schwankung, sondern insbesondere aus dem Umstande, dass alle Momente, welche allgemein oder local den Blutdruck herabsetzen, auch den einsteigenden Magenstrom zu vermindern geeignet sind. Dies gilt in erster Linie von jeder stärkeren Blutentziehung und natürlich in noch höherem Grade dann, wenn durch Abklemmung der Aorta zeitweise eine völlige Anaemisirung des Magens herbeigeführt wird. Fast unmittelbar mit der beginnenden Anaemie sinkt der Strom, ganz ähnlich wie bei Vagusreizung, rasch ab, um sich sofort wieder zu erheben, wenn der Blutstrom freigegeben wird. Es macht hier, wie im ersteren Falle, keinen Unterschied, ob die Vagi am Halse vorher durchschnitten wurden oder nicht. Durch langsames, rhythmisches Comprimiren und Wiederfreigeben der Aorta, die man am besten am curarisirten, künstlich ventilirten Thier durch Resection einiger Rippen zugänglich macht, lassen sich auf diese Weise analoge rhythmische Schwankungen des Magenstromes erzeugen. Jede länger dauernde Anaemie der Schleimhaut verzögert sehr erheblich das Ansteigen des Stromes, bis schliesslich eine Erholung überhaupt nicht mehr möglich ist. Auch im Verlaufe einer Dyspnoe erfolgt nach vorübergehender Steigerung der normalen elektromotorischen Wirkung immer eine sehr ausgeprägte negative Schwankung. Bei gleichzeitiger Verzeichnung des Blutdruckes am Kymographion nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung zeigt sich bald, dass durchaus keine unmittelbare Coïncidenz zwischen den Veränderungen des arteriellen Mitteldruckes in der Carotis und den Stromschwankungen besteht, indem die negative Phase in der Regel schon bei Beginn der dyspnoischen Drucksteigerung entwickelt ist und auch noch andauert, wenn der Blutdruck bei Wiedereinsetzen der künstlichen Athmung schon die normale Höhe erreicht hat. Die positive Schwankung fällt dagegen in die Zeit zwischen dem Beginn der Dyspnoe und dem ersten Ansteigen des Druckes. Es ist leicht ersichtlich, dass dieses Verhalten nicht ohne Weiteres in dem Sinne gedeutet werden kann, dass etwa die fortschreitende Venosität des Blutes die Abnahme der Stromkraft verursacht habe, denn wenn in Folge von Dyspnoe das vasomotorische Centrum gereizt wird, und dabei der Aortendruck ansteigt, so geht das natürlich Hand in Hand mit einem Sinken des Druckes in den kleinen Arterien und Capillaren vieler peripherer Organe und speciell auch des Magens, dessen Gefässe sich wie die der Eingeweide überhaupt verengen. Aehnliche Erwägungen lassen sich auch hinsichtlich eines andern Versuches geltend machen, bei welchem an Kaninchen durch Abklemmung der vier zum Kopfe aufsteigenden Arterien nach dem von Sigm. Mayer (85) angegebenen Verfahren eine Anaemie des Gehirns und in Folge dessen eine ausserordentlich starke Steigerung des Aortendruckes herbeigeführt wird. Ganz wie im Verlaufe einer dyspnoischen Reizung des vasomotorischen Centrums erleidet der Magenstrom auch in diesem Falle nach einer kurzen positiven Vorschwankung eine sehr bedeutende Abnahme und erscheint in der Regel schon verkehrt (aussteigend) zur Zeit, wo der Blutdruck seine grösste Höhe erreicht hat. Wird, bevor noch eine dauernde Schädigung des Centrums eingetreten war,

die Klemme gelöst, so erreicht der Blutdruck rasch wieder seinen normalen Stand, der Strom dagegen braucht längere Zeit, um seine ursprüngliche Stärke wieder zu erlangen. Lässt man dagegen die Anaemie so lange dauern, bis in Folge der Lähmung des Centrums der Blutdruck „paralytischen" Stand erreicht hat, so stellt sich zwar auch jetzt die einsteigende Richtung des Schleimhautstromes allmählich wieder her, doch erreicht derselbe nicht annähernd mehr seine ursprüngliche Stärke und bewirkt meist nur eine Ablenkung von wenigen Scalentheilen.

Mit Rücksicht auf das Ergebniss des letzterwähnten Versuches, bei welchem am künstlich ventilirten, schwach mit Curare vergifteten Thier eine venöse Beschaffenheit des dem Magen zuströmenden Blutes gänzlich ausgeschlossen erscheint, gewinnt die Ansicht an Wahrscheinlichkeit, dass auch bei der Dyspnoe die locale Drucksenkung in Folge verminderter arterieller Blutzufuhr die eigentliche Ursache der negativen Stromesschwankung ist. Man durfte dann erwarten, eine entgegengesetzte Wirkung, d. h. Zunahme des einsteigenden Stromes zu erzielen, wenn der Druck im Gefässsystem irgend höhere Werthe erreicht. Ein Weg hierzu schien in der Transfusion grösserer Flüssigkeitsmengen gegeben zu sein. Durch die Untersuchungen von Cohnheim und Lichtheim (86) ist es allerdings bekannt, dass selbst dann, wenn enorme Qantitäten von 0,6 % Kochsalzlösung in die Vena jugularis von Kaninchen oder Hunden einfliessen, der Blutdruck stets nur unerheblich ansteigt und nur gerade hohe Normalwerthe erreicht. „Von einem Ansteigen, das in bestimmter Beziehung zu den infundirten Flüssigkeitsmengen gestanden hätte, war keine Rede. Erhebliche Drucksteigerungen im Verlaufe eines Versuches fanden sich nur dann, wenn der Anfangsdruck aussergewöhnliche (niedere) Werthe gezeigt hatte; dann hatte die Flüssigkeitsinfusion ein rasches Ansteigen des Blutdruckes bis zu der mittleren Druckhöhe zur Folge." Dagegen lässt sich bei allen derartigen Versuchen eine hochgradige Beschleunigung des Blutstromes leicht schon durch mikroskopische Untersuchung nachweisen. Dazu kommt noch der ausserordentlich gesteigerte Wassergehalt des Blutes, wodurch tiefgreifende Ernährungsstörungen in den Geweben bedingt werden, die sich unter Anderem durch das Auftreten reichlicher Transsudate in verschiedenen Organen und insbesondere auch im Magen-Darm-Tractus verrathen. Aus dem Ersteren entleert sich, wie schon Cohnheim und Lichtheim fanden, nach jeder reichlicheren Infusion von Kochsalzlösung eine grosse Flüssigkeitsmenge, während die Schleimhaut manchmal bis auf eine Dicke von 2 cm anschwillt und der Darm prall mit Transsudat gefüllt erscheint.

Fast regelmässig zeigt sich nun bei Kaninchen schon kurze Zeit nach Beginn der Kochsalzinfusion eine starke Zunahme des einsteigenden Magenstromes, der im weiteren Verlaufe des Versuches immer mehr wächst und oft ganz ungewöhnliche Grade erreicht, so dass nach vorheriger Compensation der Spiegel der Bussole wieder weit aus dem Gesichtsfelde getrieben wird. Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass in diesen Fällen ein starker einsteigender Strom noch längere Zeit nach dem Tode des Thieres beobachtet werden kann, was unter normalen Verhältnissen niemals der Fall ist.

Auf die Deutung dieser sowie der anderen, im Vorstehenden be-

sprochenen Erfahrungen kann erst später im Zusammenhang näher eingegangen werden. Hier sei nur hervorgehoben, dass die weitgehende Uebereinstimmung, welche hinsichtlich der elektromotorischen Eigenschaften der Magenschleimhaut des Frosches mit dem entsprechenden Verhalten der Zunge, sowie der Rachen- und Cloakenschleimhaut besteht, vor Allem aber der Umstand, dass alle die Schleimbildung fördernden Momente zu einer oft ganz ausserordentlich bedeutenden Steigerung der einsteigenden Stromkraft führen, ganz entschieden darauf hinweisen, dass die elektromotorischen Wirkungen, wenn auch nicht allein, so doch in erster Linie von den Schleim secernirenden Elementen des Magens, d. h. vom Oberflächenepithel, abhängen. Ob und inwieweit auch die eigentlichen Verdauungsdrüsen dabei betheiligt sind, wird sich vielleicht durch eine genauere Untersuchung der den Verdauungsvorgang beim Warmblüter begleitenden Veränderungen der elektromotorischen Wirkungen entscheiden lassen.

Jedenfalls liegt aber zur Zeit nicht der geringste Grund vor, im Sinne der bisherigen Auffassung die „Labdrüsen" des Magens für den Strom der Schleimhaut allein verantwortlich zu machen; es ist dies um so weniger der Fall, als sich ganz regelmässig ein sehr bedeutender quantitativer Unterschied der elektromotorischen Wirksamkeit des Magens und Darmes herausstellt, der nicht recht verständlich sein würde, wenn, wie man doch wohl voraussetzen müsste. die zahlreich vorhandenen Drüsen der Darmschleimhaut ebenso elektromotorisch wirksame Gebilde wären, wie man dies von den Magendrüsen angenommen hat. Dagegen wird die Differenz leicht verständlich, wenn man die geringe Zahl schleimproducirender Becherzellen im einen, die continuirliche Oberflächenlage solcher Elemente im anderen Falle berücksichtigt.

Die mitgetheilten Erfahrungen lassen, wie ich glaube, kaum bezweifeln, dass die hier besprochenen elektromotorischen Erscheinungen an gewissen Schleimhäuten und der äusseren Haut nackter Amphibien und Fische auf die daselbst in grösserer oder geringeer Menge vorhandenen einzelligen und mehrzelligen Schleimdrüsen, also in letzter Instanz auf die einzelne Zelle zu beziehen sind.

Vom Standpunkte der früher entwickelten theoretischen Auffassung der elektromotorischen Wirkungen lebender Zellen ist nun ohne Weiteres klar, dass, wenn es sich nur allein um die Erklärung des „einsteigenden Ruhestromes" handeln würde, diese leicht und befriedigend gegeben werden könnte. Jede Becher- oder eigentliche Schleimdrüsenzelle lässt schon bei der mikroskopischen Untersuchung in der Regel deutlich zwei von einander wesentlich verschiedene Abschnitte erkennen, einen basalen, kernführenden, protoplasmatischen Theil und einen in der Regel durch körnige Einlagerungen getrübten, nach Behandlung mit Reagenzien dagegen hyalinen, gequollenen Vordertheil, dessen Inhalt unzweifelhaft in Mucinmetamorphose begriffen ist. Man darf daher sicher annehmen, dass das „chemische Geschehen" in beiden Theilen einer und derselben Zelle ein nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschiedenes sein wird, woraus sich, wie dies auch schon Hermann ausführte, sofort die dem „einsteigenden" Strom zu Grunde liegende Spannungsdifferenz zwischen der Basis und der freien Zellfläche erklärt, wenn man die Mucinmetamorphose als einen chemischen Process gelten lässt, welcher mit der Entwicklung negativer Spannung Hand in Hand geht. Dies

gilt natürlich ebensowohl für einfach flächenhaft ausgebreitete Zellaggregate (Rachen- und Cloakenschleimhaut, äussere Haut vieler Fische), wie auch in solchen Fällen, wo es zu mehr oder weniger complicirt gestalteten Einstülpungen (Drüsenbildung) gekommen ist; denn es ist klar, dass, sofern diese Drüsen nach aussen münden, eine Componente ihres Stromes mit zur Ableitung kommen muss, welche natürlich „einsteigend" sein wird, wie der Strom der oberflächlich gelegenen Schleimzellen selbst. Die in der Regel erheblich grössere Kraft der drüsenreichen Schleimhäute (Zunge) und der Froschhaut gegenüber der nur mit Becherzellen ausgestatteten Fischhaut, sowie der Rachen- und Cloakenschleimhaut kann wohl nur auf den obenerwähnten Umstand bezogen werden; denn es liegt durchaus kein Grund vor, den spärlich vorhandenen Becherzellen, noch weniger aber den Riffzellen der Froschepidermis eine so wesentliche elektromotorische Wirkung zuzumuthen. Wenn, wie Hermann hervorhebt, die Form der Froschhautdrüsen wenig geeignet erscheint, galvanisch nach aussen zu wirken, so möchte demgegenüber doch zu bemerken sein, dass die capillare Flüssigkeitsschichte, welche die Oberfläche der Haut unter normalen Verhältnissen fortdauernd überzieht und wohl zum grössten Theil als Drüsensecret aufzufassen ist, in unmittelbarem Zusammenhang mit dem flüssigen Inhalt der Drüsen stehen und so eine Ableitung vermitteln dürfte. Bei der Zunge ist das wenigstens sicher der Fall. Dass auch die anderen Gründe, insbesondere die Versuche von Bach und Oehler an der geätzten Haut, welche Hermann gegen eine Betheiligung der Drüsen am „Ruhestrom" der Froschhaut geltend machte, keineswegs als stichhaltig anzusehen sind, wurde schon früher hervorgehoben. Immerhin soll keineswegs geläugnet werden, dass auch das Oberflächenepithel eine Componente des „Ruhestromes" liefert, umsomehr als neuerdings elektromotorische Wirkungen in völlig drüsenloser Haut thatsächlich nachgewiesen wurden (88).

Wollte man mit Rücksicht auf die von Hermann entwickelten Anschauungen über die Ursache der einsteigenden Haut- und Schleimhautströme von vornherein den Erfolg bezeichnen, welcher bei directer oder indirecter Reizung mit Wahrscheinlichkeit zu erwarten sein dürfte, so würde man wohl sicher zunächst eine positive Schwankung, d. i. eine Verstärkung des „Ruhestromes" vermuthen und dieselbe aus dem durch die Reizung verstärkten oder überhaupt erst eintretenden Alterationsprocess der Drüsenepithelien erklären. Aus den vorstehenden Mittheilungen geht aber hervor, dass gerade im Gegentheil eine negative Schwankung um so ausschliesslicher als unmittelbare Folgewirkung der Reizung hervortritt, je grösser die Kraft des einsteigenden Ruhestromes ist.

Dass aber auch dieser letztere selbst durchaus nicht in so einfacher Weise erklärt werden kann, wie oben angedeutet wurde, ergiebt sich ganz überzeugend aus dem früher geschilderten Verhalten bei energischer Abkühlung. Es ist hier ganz besonders zu betonen, dass in dieser Beziehung die complicirteren, drüsenreichen Objecte (Zunge) mit ganz einfach gebauten (Rachen- und Cloakenschleimhaut) übereinstimmen, so dass nicht davon die Rede sein kann, die dem Sinne nach gerade entgegengesetzten elektromotorischen Wirkungen vor und nach der Abkühlung etwa auf anatomisch verschiedene Elemente zu beziehen. Es bleibt somit keine andere Annahme übrig als

die, dass eine und dieselbe Epithelzelle, und zwar in fast gleichem Grade, bald in dem einen und bald in dem anderen Sinne elektromotorisch zu wirken vermag. In dieser, wie in mancher anderen Hinsicht unterscheiden sich die in Rede stehenden Zellströme sehr wesentlich von den an Muskeln und Nerven zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen. Hier lässt sich auch durch stärkste Abkühlung höchstens eine Schwächung, nie aber eine Umkehr des Demarcationsstromes bewirken. Es zeigt dies so recht, wie wenig das Galvanometer im Stande ist, uns über die Qualität der chemischen Processe, welche in beiden Fällen gleichsinnige Spannungsdifferenzen verursachen, Aufschluss zu verschaffen. „Nur über Veränderungen und Verschiedenheiten des chemischen Geschehens in verschiedenen Theilen eines lebendigen Continuums, sowie über quantitative und zeitliche Verhältnisse dieses Geschehens" vermag es uns, wie Hering treffend bemerkt, etwas auszusagen.

Mancherlei Erscheinungen, insbesondere der so häufig zu beobachtende Wechsel der Richtung der Ablenkungen, welcher sich spontan ohne jede nachweisbare Veranlassung, bisweilen sogar in rhythmischer Weise, vollzieht, scheinen darauf hinzuweisen, dass jede Zelle als Sitz von zwei verschiedenen chemischen Processen anzusehen ist, die, gleichzeitig vorhanden, zur Entstehung gegensinniger Spannungen führen. Die jeweils zu beobachtende Ablenkung würde demgemäss immer nur die Resultirende aus zwei antagonistischen Kräften sein.

Um die rasche Abnahme und schliessliche Umkehr des normalen einsteigenden Stromes der Haut und Schleimhäute in Folge von Abkühlung zu erklären, muss man annehmen, dass einer der beiden stromerzeugenden Processe und zwar derjenige, welcher mit der Entwicklung negativer Spannung verknüpft ist, früher und in höherem Maasse durch die Kälte geschädigt wird, als der andere, so dass durch das Ueberwiegen des letzteren ein aussteigender Strom bedingt wird, der alsbald wieder einem einsteigenden weicht, sobald durch Wärmezufuhr die normalen Verhältnisse wieder hergestellt werden. Auch anderen Einwirkungen gegenüber scheint sich der „negative Process" viel weniger resistent zu verhalten, als der „positive". So gelingt es, wie gezeigt wurde, auch durch vorsichtige Wasserentziehung, den einsteigenden Strom umzukehren; dagegen scheint Sauerstoffmangel, sowie Behandlung mit $C\Theta_2$ oder anaesthetisch wirkenden Substanzen (Alkohol, Aether, Chloroform) beide stromerzeugenden Processe in gleicher Weise zu schädigen und endlich zu vernichten. Auch in dieser Beziehung muss auf das ganz abweichende Verhalten der Muskel- und Nervenströme hingewiesen werden, welche unter den zuletzt erwähnten Bedingungen erst verhältnissmässig spät eine Verminderung erfahren.

Ueber die Natur der angenommenen chemischen Vorgänge in den secretorischen Zellen etwas Näheres auszusagen, ist zur Zeit nicht wohl möglich, obschon es ja nahe liegt, an die Absonderung des Wassers einerseits und der organischen, specifischen Secretbestandtheile andererseits zu denken. Zu Gunsten dieser Ansicht liesse sich vielleicht auch noch geltend machen, dass der einsteigende Cloakenstrom immer dann am stärksten gefunden wird, wenn die Schleimhaut mit reichlichem, dünnflüssigem Secret bedeckt ist, und dass überhaupt

die negative Spannung der Oberfläche im Allgemeinen mit steigendem Wassergehalte zunimmt, bei Wasserentziehung dagegen sich rasch vermindert.

In ganz unerwarteter Weise wird diese Anschauung auch durch die bereits besprochenen Versuche am Säugethiermagen gestützt.

In diesem Sinne wenigstens dürfte wohl der so ausserordentlich auffallende Einfluss von Blutdruckänderungen auf die Grösse der elektromotorischen Kraft der Magenschleimhaut zu deuten sein. Dass die Wasserabsonderung drüsiger Organe, abgesehen von anderen Momenten, auch wesentlich mit vom jeweiligen Drucke abhängt, kann nicht bezweifelt werden, und so könnte es höchstens überraschen, dass beim Frosch weder Vagusreizung, noch auch das gänzliche Aufhören der Circulation eine ähnliche Wirkung auf die elektromotorischen Eigenschaften des Magens ausübt, wie es erfahrungsgemäss beim Säugethier der Fall ist, wo schon ein verhältnissmässig geringfügiges Absinken des Druckes in den Magengefässen zu einer sehr ausgeprägten negativen Schwankung des einsteigenden Stromes führt. Indessen wird dies begreiflich, wenn man die ungleich grössere Widerstandsfähigkeit der Froschgewebe gegen alle wie immer gearteten Schädlichkeiten berücksichtigt. Werden daher in Folge einer Verminderung des Druckes in den Gefässen der Magenschleimhaut die Bedingungen für die Wasserabsonderung ungünstiger, so muss eine negative Schwankung erfolgen, wenn, wie man anzunehmen berechtigt ist, die jeweils vorhandene Spannungsdifferenz als Resultirende von zwei antagonistischen, elektromotorischen Vorgängen aufgefasst werden kann, deren einer überwiegt, sobald überhaupt ein Strom vorhanden ist. Darauf scheint unter Anderem auch der Umstand hinzuweisen, dass unter normalen Verhältnissen nach dem Tode des Thieres, wie immer auch derselbe erfolgen mag, ein rasches Absinken und darauffolgende Umkehr des Stromes die Regel ist. Es scheint hiernach die Abnahme des Blutdruckes beim Warmblüter ähnlich zu wirken, wie starke Abkühlung auf die Schleimdrüsen des Kaltblüters, indem, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, der negative Process in beiden Fällen rascher abnimmt, als der entgegengesetzte positive.

Von diesem Gesichtspunkte aus erklären sich nun nicht nur leicht die übereinstimmenden Wirkungen der Vagusreizung, stärkerer Blutentziehungen, sowie aller eine Druckverminderung bedingenden Gifte (Amylnitrit, Pilocarpin, Chloral, Curare u. s. w.), sondern auch der spätere Erfolg dyspnoischer oder anaemischer Reizung des vasomotorischen Hirncentrums.

Eine weitere Bestätigung der hier vertretenen Anschauungen bezüglich der eigentlichen Ursache des normalen einsteigenden Magenstromes ist ferner durch das Resultat der Kochsalzinfusionen gegeben. Hier lässt sich die unter Umständen enorm verstärkte Wasserabsonderung von Seite der Magenschleimhaut direct beobachten, und wenn dementsprechend ungeachtet der hochgradigen Verdünnung des Blutes und der dadurch veranlassten schlechteren Ernährung der Gewebe die elektromotorischen Wirkungen der Schleimhaut im Sinne des normalen einsteigenden Stromes in so gewaltigem Grade zunehmen, wie dies wiederholt in solchen Fällen beobachtet wird, so wird man sich füglich nicht wohl eine andere Vorstellung bilden können, als die, dass die beobachtete Spannungsdifferenz und die verstärkte Wasserabsonderung in einer ursächlichen Beziehung zu einander stehen.

Ganz analoge Anschauungen wurden schon früher von W. M. Bayliss und J. R. Bradford bezüglich der Abhängigkeit der elektromotorischen Wirkungen der Speicheldrüsen von der Beschaffenheit des Secretes geäussert (87).

Der bereits von Hermann und Luchsinger (79) versuchte Nachweis von Secretionsströmen an den genannten Drüsen scheint Bayliss und Bradford gelungen zu sein. Sie fanden während der Ruhe die Oberfläche der blossgelegten Submaxillardrüse des Hundes in der Regel negativ gegen den Hilus. Die elektromotorische Kraft dieses „Ruhestromes", welcher nicht etwa der verletzten Umgebung (Muskeln), sondern hauptsächlich der Drüse selbst zuzuschreiben ist, wechselt innerhalb weiter Grenzen bei verschiedenen Individuen, wie auch bei einem und demselben Thier zu verschiedenen Zeiten. Es scheint, dass wechselnde Zustände der Drüse dabei die wesentlichste Rolle spielen. Dafür spricht der Umstand, dass nicht nur eine vorhergehende Reizung der Drüsennerven, sondern auch Atropinvergiftung zu dauernden Veränderungen des Ruhestromes führt. Die Richtung des letzteren ist bei der Submaxillaris der Katze viel wechselnder, und zwar in der Mehrzahl der Fälle entgegengesetzt, wie beim Hunde (Oberfläche positiv zum Hilus). Bei der weitgehenden morphologischen Uebereinstimmung der gleichnamigen Speicheldrüsen des Hundes und der Katze ist diese Thatsache um so auffallender, als der „Ruhestrom" der zu den „serösen" Drüsen gehörigen Parotis des Hundes hinsichtlich seiner Richtung mit dem der Submaxillaris desselben Thieres meist übereinstimmt.

Es wird hierdurch wahrscheinlich, dass für die zu beobachtenden Spannungsdifferenzen functionelle Verschiedenheiten der Drüsen von maassgebender Bedeutung sind. In gleichem Sinne spricht auch das Verhalten der „Actionsströme" bei Reizung der secretorischen Nerven.

Nach Compensation des Ruhestromes bewirkt Reizung der Chordafasern beim Hunde stets ein Negativwerden der äusseren Oberfläche der Submaxillardrüse. Sehr oft ist der Verlauf dieser Schwankung durch eine gegensinnige, zweite Phase unterbrochen, die sich bisweilen nur durch eine Verzögerung oder einen vorübergehenden Stillstand der Ablenkung verräth und manchmal durch die erste, wesentlich stärkere Hauptphase ganz verdeckt wird. Die Ablenkung beginnt nach einem kurzen Latenzstadium, ehe noch Secret im Gange erscheint, und bildet bei schwacher Reizung überhaupt den einzigen Erfolg.

Auch Reizung des Halssympathicus hat beim Hunde stets elektromotorische Wirkungen der Unterkieferdrüse zur Folge, die aber gegenüber den eben besprochenen durch geringere Stärke, grössere Latenzperiode und der Hauptphase bei Chordareizung entgegengesetztes Zeichen der einsinnigen Schwankung (Oberfläche positiv zum Hilus) ausgezeichnet sind.

An der gleichnamigen Drüse der Katze tritt bei Chordareizung umgekehrt wie beim Hunde die zweite Phase (Oberfläche positiv zum Hilus) in der Regel stärker hervor. Es bestehen nun nach Bayliss und Bradford unverkennbar nahe Beziehungen zwischen der Stärke der beiden Phasen und der Beschaffenheit des von der Drüse gelieferten Secretes, indem sich regelmässig zeigt, dass die erste Phase bei reichlichem wässerigen Secret, die zweite dagegen bei spärlicher, dabei aber sehr mucinreicher Absonderung überwiegt, beziehungsweise

allein hervortritt. Die beobachteten Unterschiede im elektrischen Verhalten der Submaxillardrüse des Hundes und der Katze würden sich daher durch die in der That vorhandenen Verschiedenheiten des in beiden Fällen bei Chordareizung gelieferten Secretes erklären lassen, das beim Hunde stets wässeriger ist, als bei der Katze.

Während beim Hunde die Sympathicusreizung nur sehr geringe Mengen eines äusserst zähen Secretes liefert, ist der Sympathicusspeichel der Katze reichlich und dünnflüssig. Dem entsprechend sind die elektrischen Veränderungen ersterenfalls gering und im Sinne der zweiten Phase, letzterenfalls dagegen viel bedeutender und meist sogar die Wirkung der Chordareizung übertreffend. Eine wesentliche Mitbetheiligung der gleichzeitigen vasomotorischen Wirkungen an den beobachteten galvanischen Erscheinungen halten Bayliss und Bradford durch die Atropinvergiftung für ausgeschlossen, welche die Gefässveränderungen nicht beeinträchtigt, während die secretorischen und elektrischen Wirkungen dadurch meist rasch vernichtet oder doch wesentlich beeinflusst werden.

Erwähnenswerth ist ferner auch noch folgende Beobachtung der genannten englischen Forscher an der Submaxillaris und Parotis des Hundes. In der Regel bewirkt Reizung des Sympathicus keine merkliche Absonderung der letztgenannten Drüse und liefert auch nur wenige Tropfen eines zähen Submaxillarspeichels. Unter gewissen Umständen jedoch, besonders nach oft wiederholter Reizung der cerebralen Drüsennerven, tritt eine reichlichere Secretion ein und dementsprechend ändern sich auch sofort die elektromotorischen Wirkungen. Während in der Regel die Oberfläche beider Drüsen durch Sympathicusreizung positiv zum Hilus wird, tritt in den erwähnten Ausnahmefällen eine gegensinnige Schwankung hervor, welche bei der Reizung der cerebralen Drüsennerven allein auftritt oder dort als erste Phase bedeutend überwiegt. Bradford ist daher geneigt, die ersterwähnte elektrische Veränderung (zweite Phase) mit der Bildung der organischen Bestandtheile des Speichels in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, während die gegensinnige, meist stärkere Schwankung durch die Vorgänge der Wasserabsonderung bedingt wäre.

Sollten die hier vertretenen Anschauungen sich als richtig erweisen, so würden natürlich sowohl ein- wie aussteigende „Ströme“ der Drüsen als „Secretionsströme“, d. h. als galvanischer Ausdruck einer fortdauernden chemischen Thätigkeit absondernder Zellen, anzusehen sein, und wir hätten es bei der Reizung nicht mit dem Hervortreten einer neuen, aus anderer Quelle oder anderen Elementen stammenden elektromotorischen Kraft zu thun, sondern lediglich mit Veränderungen der galvanischen Wirkungen derselben Elemente, welche auch während der „Ruhe“ als Ursache der bestehenden Spannungsdifferenz zu betrachten sind.

Eine Erklärung der thatsächlich zu beobachtenden Reizerfolge bietet nun mit Rücksicht auf die vorstehenden Auseinandersetzungen selbst in solchen Fällen keine erheblichen Schwierigkeiten, wo es sich um complicirte doppel- oder selbst mehrsinnige Schwankungen handelt. Nehmen wir zunächst den einfachsten Fall, dass, wie etwa an der Froschzunge, von vornherein ein sehr starker einsteigender Strom besteht, so würde offenbar eine Verstärkung, d. i. eine positive Schwankung desselben nur unter der Voraussetzung zu erwarten sein,

dass bei der directen oder indirecten Reizung der „negative Process“ in höherem Maasse gesteigert würde, als der „positive“, was im gegebenen Falle, wo jener überhaupt schon so stark überwiegt, nicht gerade wahrscheinlich ist; vielmehr erscheint es durchaus verständlich, wenn derjenige Vorgang, welcher von vornherein viel schwächer entwickelt ist, durch die Reizung mehr gefördert wird, als der andere. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es daher auch begreiflich, dass eine „negative Schwankung“ um so ausschliesslicher und in um so höherem Grade als Reizerfolg hervortritt, je stärker der ursprüngliche einsteigende Strom ist. Wenn sich dann oft noch eine positive Nachschwankung bemerkbar macht, so ist auch diese Erscheinung leicht erklärlich, sobald man berücksichtigt, dass erfahrungsgemäss die positiven, auf einer Verstärkung des „negativen Processes“ beruhenden Wirkungen immer viel träger wieder abklingen, als die gegensinnigen Reizerfolge, so dass zur Zeit, wo diese ihren normalen Werth bereits wieder erreicht haben, jene vermöge ihrer grösseren Beständigkeit einen positiven Zuwachs des ursprünglichen Stromes bedingen.

Die Bedingungen für das Hervortreten einer positiven Schwankung während der Reizung, wobei dieselbe entweder für sich allein oder als Vorschlag zu einer darauffolgenden negativen Schwankung auftritt, werden sich dem Gesagten zu Folge im Allgemeinen um so günstiger gestalten, je schwächer die gleichsinnige, einsteigende Stromkraft von vornherein entwickelt ist, je weniger daher der „negative Process“ überwiegt. Denn um so eher wird offenbar Aussicht vorhanden sein, diesen letzteren durch die Reizung so weit zu verstärken, dass er seinerseits ins Uebergewicht kommt. Dabei spielt übrigens (bei tetanisirender Reizung) die Stromstärke insofern eine wesentliche Rolle, als, wie es scheint, der zur Entwicklung negativer Spannung an der Oberfläche führende Process unter sonst gleichen Umständen leichter angeregt wird, als der gegensinnige Vorgang, so dass, wie insbesondere an der Rachen- und Cloakenschleimhaut, bei schwächerer Reizung positive, bei stärkerer doppelsinnige oder rein negative Wirkungen beobachtet werden. Im Einzelnen kann sich natürlich ein doppelsinniger Reizerfolg in Bezug auf die Aufeinanderfolge der beiden Phasen sehr wechselnd gestalten. Während an der Cloake bei nicht zu stark entwickeltem einsteigenden Schleimhautstrom eine positive Schwankung der stärkeren negativen in der Regel als Vorschlag vorangeht, wird dagegen unter gleichen Umständen bei der Rachenschleimhaut die negative Schwankug sehr oft von einer positiven unterbrochen. Es ist klar, dass auch bei völliger Gleichheit der beiden angenommenen stromerzeugenden Processe, wobei dann nach aussen ableitbare Ströme gänzlich fehlen, die Möglichkeit des Zustandekommens eines „Secretionsstromes“ vorliegt, vorausgesetzt, dass der eine oder andere Vorgang bei der Reizung ins Uebergewicht kommt. Da dies mit Rücksicht auf das oben erwähnte Verhalten für den „negativen Process“ eher zu erwarten ist als für den positiven, so erscheint es begreiflich, dass dann bei nicht allzu starker Reizung in der Regel positive Ablenkungen, im Sinne eines einsteigenden Stromes, beobachtet werden. Häufig fehlt aber auch jeder galvanische Reizerfolg, woraus natürlich keineswegs auch auf das Fehlen secretorischer, durch die Reizung angeregter Processe geschlossen werden darf, indem nur ein bestimmtes physikalisches Symptom derselben im gleichen Falle nicht zum Ausdruck kommt. Dass endlich

bei Vorhandensein eines „verkehrten", aussteigenden Stromes als Erfolg der Reizung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle Ablenkungen des Magneten im Sinne eines einsteigenden Stromes, das ist: negative Schwankung des bestehenden Stromes, beobachtet werden, erscheint nach dem Gesagten fast selbstverständlich, wenigstens gilt dies fast ausnahmslos bei schwächerer Reizung, während starke Reize auch unter diesen Umständen noch eine positive Schwankung bedingen können.

Viel weniger genau als die elektromotorischen Wirkungen der ein- und mehrzelligen Schleimdrüsen sind jene der Hautdrüsen (Schweissdrüsen) der Säugethiere und des Menschen gekannt. Seit Du Bois-Reymond seinen berühmten, zunächst auf Actionsströme des Muskels bezogenen Versuch am Menschen anstellte, wobei von beiden Händen oder Füssen symmetrisch abgeleitet und dann durch willkürliche Anstrengung des einen Armes oder Beines eine Ablenkung der Magnetnadel des Multiplicators bewirkt wurde, lag die Vermuthung nahe, dass es sich dabei um die Entwicklung einer einsteigenden Stromkraft der Haut in Folge der Reizung handeln möchte. Durch die Untersuchungen von L. Hermann darf es als bewiesen gelten, dass musculäre Actionsströme dabei sicher keine Rolle spielen, und könnte noch ein Zweifel in dieser Hinsicht bestehen, so würde er durch die Versuche von Hermann und Luchsinger über Secretionsströme der Haut bei der Katze endgültig widerlegt. Wie früher schon hervorgehoben wurde, kommt es bei dem Du Bois-Reymond'schen Versuche keineswegs auf das Vorhandensein des Secretes, sondern vielmehr auf den Secretionsvorgang selbst an, wobei nicht einmal Schweiss sichtbar hervorzuquellen braucht.

Ganz ebenso verhält es sich nun auch mit den Pfotenballen der Katze, welche reichlich Schweissdrüsen enthalten. Bei symmetrischer Ableitung von den beiden Plantarballen zeigt sich in der Regel kein irgend erheblicher Strom, der jedoch alsbald entsteht, wenn auf der einen Seite der N. ischiadicus durchschnitten wird. Derselbe ist im Thier stets von der normalen zur gelähmten Seite gerichtet (einsteigend). Nach Durchschneidung des zweiten Ischiadicus verschwindet die Spannungsdifferenz fast gänzlich, tritt aber sofort wieder hervor, wenn nach vorgängiger Curarisirung der eine oder andere Nerv künstlich gereizt wird. Dass es sich hier wirklich um einen Secretionsstrom handelt, lässt sich leicht durch Vergiftung mit Atropin erweisen, wobei zunächst die Latenzzeit der galvanischen Wirkung erheblich zunimmt, während die Intensität des Stromes immer geringer und bald Null wird. Auch bei Ableitung von der unversehrten Oberfläche blossgelegter Muskeln und der unverletzten Epidermis tritt der einsteigende „Ruhestrom" hervor, dessen Kraft durch Abtragung der Epithelschicht sinkt. „Pilocarpininjection in eine Pfote bewirkt bei symmetrischer Ableitung von beiden Pfoten — stets einen kräftigen Strom von der Injectionsseite zur andern, verstärkt also den einsteigenden Hautstrom". Auch Reizung eines centralen Ischiadicusendes bewirkt reflektorisch einen Strom von der ungereizten zur gereizten Seite, deren Drüsen durch die Nervendurchschneidung vom Centralorgan abgetrennt sind. Ebenso wirkt centrale Reizung des Cruralis (Hermann). Offenbar bildet der Versuch mit symmetrischer Ableitung von einer gelähmten und einer nicht gelähmten Pfote einer in Folge der Fesselung durch centrale Erregung oder im Wärmekasten befindlichen, schwitzenden Katze

so zu sagen ein Gegenstück zu dem Du Bois-Reymond'schen Versuch am Menschen, dessen Deutung ersterenfalls nicht dem geringsten Zweifel unterliegen kann, indem Curare trotz aufgehobener Muskelcontraction den Strom bestehen lässt, während Atropin ungeachtet der Fortdauer der letzteren die Spannungsdifferenz beseitigt.

Auch an der Haut der Oberlippe und Nase vom Rind, sowie an der Nase von Schaaf und Ziege lässt sich immer eine sehr deutliche und nachweislich unter Nerveneinfluss stehende Secretion beobachten, als deren Sitz wahrscheinlich die daselbst vorhandenen, grossen, traubigen Drüsen zu betrachten sind. Reizung des Vago-Sympathicus bewirkt stets das Auftreten, beziehungsweise Steigerung der Secretion. Ebenso verhält es sich auch mit der haarlosen Rüsselscheibe des Schweines, an welcher bei Reizung des peripheren (Kopf-)Endes des durchschnittenen Sympathicus an der betreffenden Seite grosse Secrettropfen aus den Mündungen der hier vorhandenen Rüsseldrüssen hervorquellen. Bei symmetrischer Ableitung von zwei Punkten der Oberfläche zeigt sich dann ein starker einsteigender Secretionsstrom, dessen Kraft bis zu 0,07 Dan. ansteigen kann. Wesentlich schwächer sind die Spannungsdifferenzen an der Nase der Ziegen und noch geringer bei Hunden oder Katzen, was mit der verhältnissmässig spärlichen Secretion im letzteren Falle zusammenhängt.

LITERATUR.

1. **Du Bois-Reymond**, { Untersuchungen über thierische Elektricität. I und II. / Gesammelte Abhandlungen. I und II.
2. **Rosenthal**, Allgem. Physiologie der Muskeln und Nerven. 1887. (Internat. wiss. Bibliothek. Leipzig, Brockhaus.) p. 195.
3. **Kühne**, Arch. für Anat. und Physiol. 1859 und 1860.
4. **E. Hering**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. I. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIX. III. Abth. 1879.)
5. **Kühne**, Untersuchungen aus dem physiolog. Institute der Universität Heidelberg. III. Bd. Heft 1/2.
6. **Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. VIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXV. III. Abth. 1872.)
7. **Engelmann**, Pflügers Arch. 26. Bd. p. 97 ff.
8. **Du Bois-Reymond**, { Arch. für Anat. und Physiol. 1867. p. 417. / Gesammelte Abhandlungen. II. p. 232.
9. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 4. Bd. p. 163.
10. — —, Untersuch. zur Physiol. der Muskeln und Nerven. 1868. III. p. 6.
11. **Du Bois-Reymond**, Arch. für Anat. und Physiol. 1863 und 1867.
12. **Engelmann**, { Utrechter Onderzoekingen (3). III. p. 101. 1874. / Pflügers Arch. 15. Bd. p. 116. 1877.
13. **Bernstein**, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Halle. I. Heft. 1888.
14. **E. Hering**, „Lotos". N. F. IX. Bd. p. 60 ff.
15. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 15. Bd. 1877. p. 191.
16. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. V. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXI. III. Abth. 1880.)
17. **F. S. Locke**, Pflügers Arch. 54. Bd. p. 501.
18. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)

19. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XXII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCVII. III. Abth. 1888.)
20. **Bernstein,** Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871.
21. **L. Hermann,** Pflügers Arch. Bd. 49. p. 539.
22. **Helmholtz**, Monatsber. der Berliner Academie. 1854. p. 329.
Du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen. II. p. 496.
23. **A. v. Bezold**, Monatsber. der Berliner Academie. 1861. p. 1023 und 1862. p. 199.
24. **Burdon-Sanderson**, Physiolog. Centralblatt. IV. 1890. p. 186.
25. **Engelmann**, Ueber die Quelle der Muskelkraft. 1893.
26. **Lee**, Du Bois Arch. 1887. p. 210.
27. **L. Hermann,** Pflügers Arch. XVI. p. 194.
28. **Sigm. Mayer**, Reicherts Arch. 1868. p. 655.
29. **Holmgren,** Reicherts Arch. 1871. p. 237.
30. **Mathias**, Pflügers Arch. 53. Bd.
31. **Kölliker** und **H. Müller**, Würzburger Verhandlungen. VI. 1856. p. 528.
32. **Meissner** und **Cohn**, Zeitschr. für rat. Med. 1862. 3. Reihe. XV. p. 27.
33. **Donders,** Onderzoek. physiol. Labor. Utrecht. 1872. Derde reeks. t. I. p. 246 bis 255.
34. **Engelmann**, Pflügers Arch. XVII. 1878. p. 68 ff.
35. **Marchand,** Pflügers Arch. XVI. 1877 und XVII. 1878.
36. **Burdon-Sanderson** und **Page,** Journ. of Physiol. II.
37. **Marey,** Compt. rend. 83. 1876. p. 975.
38. **Burdon-Sanderson** und **Page,** Journ. of Physiol. IV. 1884.
39. **Waller,** Journ. of Physiol. VIII. 1887. p. 231.
Waller und **Reid,** Philosoph. Transact. 178. B. p. 235.
40. **Bayliss** und **Starling,** Proceed. of the Royal Society. Vol. 50.
Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. IX. 7. 1892. p. 256.
41. **Aug. Waller,** Philosoph. Transact. Vol. 180. 1889. B. p. 169.
42. **Martius,** Du Bois Arch. 1883. p. 587.
43. **Lovèn,** Du Bois Arch. 1883. p. 584.
Med. Centralblatt. 1881. No. 7.
44. **Delsaux,** Traveaux du Labor. de L. Fredericq. Tom. IV. 1892.
45. **L. Hermann,** Pflügers Arch. XIV. p. 504.
46. **Bernstein** und **Schoenlein**, Sitzungsber. der naturforsch. Ges. zu Halle. 1881.
47. **Bernstein**, Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium der Universität Halle. Heft II. p. 189.
48. **Wedenski**, Du Bois Arch. 1883. p. 316.
49. **Fano** und **Fayod,** Arch. Italiennes de Biol. IX. p. 12.
50. **Kühne**, Unters. aus dem physiolog. Labor. der Univers. Heidelberg. III. p. 7 und 88. Anmerkung.
51. **Biedermann,** Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885.)
52. **v. Uexküll,** Zeitschr. für Biologie. 28. N. F. X.
53. **Schoenlein,** Du Bois Arch. 1883. p. 347.
54. **Morat** und **Toussaint**, Arch. de Physiol. normale et pathol. 1877. p. 156.
55. **J. J. Friedrich**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXII. III. Abth.
56. **Bernstein** und **Schoenlein**, Du Bois Arch. 1883. p. 315.
57. **Kühne**, Zeitschr. für Biologie. Bd. XXIV und XXVI.
58. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XXIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCVII. 1888. III. Abth.)
59. **Langendorff**, Du Bois Arch. 1891. p. 480.
60. **Gaskell**, Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig zu seinem 70. Geburtstage gewidmet von seinen Schülern. 1877. p. 114.

61. **M. Löwit**, Pflügers Arch. 29. Bd. 1882. p. 503.
62. **Wedenski**, Centralblatt für med. Wiss. 1884. p. 1.
63. **Taljantzeff**, Du Bois Arch. 1886. Suppl. p. 31.
64. **Gaskell**, Journ. of Physiol. VIII. p. 412.
65. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XX. und XXI. Mittheilung. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCV. III. Abth. 1887 und XCVIII. 1888.)
66. **Fano**, Di alcuni rapporti fra le proprieta contrattili e le ellettriche degli atri cardiaci. Mantova 1887.
67. **E. Du Bois-Reymond**, Ueber secundär-elektromotor. Erscheinungen an Muskeln, Nerven und elektr. Organen. (Sitzungsber. der Berliner Academie. XVI. 1883 und vom 19. Dec. 1889 und vom 12. Juni 1890.)
68. **E. Hering**, { Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XII und XIII. (Sitzungsberichte der Wiener Acad. LXXXVIII. III. Abth. 1883. p. 415 und 446.) / Pflügers Arch. Bd. 58. p. 133.
69. **L. Hermann**, Pflügers Arch. Bd. 33. 1884. p. 103 ff.
70. **W. Biedermann**, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVIII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCII. III. Abth. 1885. p. 142.)
71. — —, Beiträge zur allgem. Nerven- und Muskelphysiologie. XVII. (Sitzungsberichte der Wiener Academie. XCI. III. Abth. 1885. p. 29 ff.)
72. **Engelmann**, Pflügers Arch. VI. p. 146.
73. **Rosenthal**, { Reicherts Arch. 1865. / Fortschritte der Physik. 1870. p. 545.
74. **Roeber**, Reicherts Arch. 1869. p. 633.
75. **Hermann**, Pflügers Arch. XXVII.
76. **W. Biedermann**, Pflügers Arch. 54. (Ueber Zellströme.)
77. **Engelmann**, Centralblatt für med. Wiss. 1868. No. 30.
78. **F. E. Schultze**, Arch. für mikr. Anat. III. 1867.
79. **Hermann** und **Luchsinger**, Pflügers Arch. XVIII. p. 460.
80. **W. Biedermann**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXXVI. III. Abth. 1882 und XCIV. III. Abth. 1886.
81. **Bach** und **Oehler**, Pflügers Arch. XXII. p. 33.
82. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 17. und 58. Bd.
83. **E. W. Reid** und **A. G. Tolputt**, Journ. of Physiol. XVI. p. 203.
84. **F. Bohlen**, Pflügers Arch. 57. Bd. und Centralbl. für Physiol. 1894. 25. Ausg.
85. **Sigm. Mayer**, Sitzungsberichte der Wiener Academie. LXXIII. III. Abth. 1876.
86. **Cohnheim** und **Lichtheim**, Virchows Arch. 69. Bd.
87. { **W. M. Bayliss** und **J. R. Bradford**, Internat. Monatsschrift für Anat. und Physiol. IV. 3. 4. / **J. R. Bradford**, Journ. of Physiol. VIII. 2. p. 86.
88. **W. Reid**, Journ. of Physiol. XVI. 1894. p. 360.

F. Die elektromotorischen Wirkungen pflanzlicher Zellen.

Dass es gelingt, unter Umständen von gewissen Pflanzentheilen elektrische Ströme abzuleiten, ist eine schon lange bekannte Thatsache, und schon Bequerel, Wartmann und Buff verdanken wir hierüber beachtenswerthe Angaben. Der Letztere (1) glaubte, aus seinen Versuchen, die mit verhältnissmässig unvollkommenen Hülfsmitteln angestellt waren, den Satz ableiten zu dürfen, „dass die Wurzeln und alle inneren, mit Luft erfüllten Theile der Pflanzen sich in einem dauernd negativ elektrischen Zustand befinden, während die feuchten oder befeuchteten Aussenflächen der frischen Zweige, Blätter, Blumen und Früchte dauernd positiv elektrisch sind". Zur Erklärung wird darauf hingewiesen, dass durch die Epidermis der Pflanze eine scharfe Grenze zwischen dem äusseren befeuchtenden Wasser und den Salze, Säuren und dergleichen enthaltenden Pflanzensäften gegeben sei, an welcher eine Elektrizitätserregung stattfindet, so dass in einem ableitenden Bogen ein Strom in der thatsächlich zu beobachtenden Richtung fliesst. An querdurchschnittenen Blättern von Vallisneria spiralis fand auch Jürgensen (2) die unversehrte Oberfläche positiv zum Querschnitt, wie er meint, in Folge der chemischen Verschiedenheit des blossliegenden Zellsaftes und der Blattoberfläche. Dieselbe Thatsache der Negativität von Verletzungsstellen (künstlichen Quer- oder Längsschnitten) constatirte in der Folge L. Hermann (3) an lebendigen Stengeln der verschiedensten Pflanzen. Stets verhielt sich der Querschnitt oder künstliche Längsschnitt deutlich negativ gegen die unversehrte Oberfläche. Die Intensität dieser Ströme zeigt sich „im Allgemeinen, dem Feuchtigkeitsgehalt der Pflanze und der dadurch bedingten Leitungsfähigkeit entsprechend, sehr verschieden; von Ablenkungen von 20 sc. bis zum Verschwinden der ganzen Scala aus dem Gesichtsfelde. Die stärksten Ströme pflegen die Pilzsticle zu zeigen". Die elektromotorische Kraft schwankt zwischen 0.01 und 0.08 Dan. und ist daher von etwa gleicher Ordnung mit der des Muskelstromes, obschon die Ablenkungen oft wegen des grossen Widerstandes nur gering sind. In der Mehrzahl der Fälle nimmt der Längsquerschnittstrom durchschnittener Pflanzenstengel sehr rasch an Stärke ab und kann sich eventuell umkehren, was Hermann, der diese Ströme nach Analogie des Muskel- und Nervenstromes durch den unmittelbaren Contact chemisch veränderten (absterbenden) und normalen Plasmas

der verletzten Zellen erklärt, darauf zurückführt, dass diese letzteren für sich allein absterben (wie nach Engelmann auch glatte Muskelzellen). „Gingen die eröffneten oder sonstigen verletzten protoplasmatischen Röhren continuirlich durch die ganze Länge des Gebildes, wie die Muskel- und Nervenfasern durch den Muskel und Nerven, so würde das Absterben immer weiter fortkriechen, und es müsste sich der Querschnitt fortdauernd negativ gegen die Oberfläche der Pflanze verhalten. In Wahrheit sind aber meist die Protoplasmabehälter kurze, wenn auch in die Länge gestreckte Zellen, und so erklärt es sich, dass die Negativität eines Querschnittes vergänglich ist, ein weiter hinein angelegter Querschnitt aber neue Wirksamkeit zeigt." (l. c.)

Von wesentlich grösserem Interesse sind die elektrischen Wirkungen, welche unter Umständen an gewissen Pflanzentheilen in völlig unversehrtem Zustande hervortreten. Hier muss vor Allem Burdon-Sanderson genannt werden, dessen ausgezeichnete Untersuchungen über das reizbare Blatt von Dionaea muscipula weitaus das Beste sind, was bisher auf diesem Gebiete geleistet worden ist. Wir werden uns im Folgenden noch ausführlich mit den betreffenden Beobachtungen zu beschäftigen haben, hier mag es vorläufig genügen, darauf hinzuweisen, dass auch an dem gänzlich unversehrten Blatt insbesondere zwischen Ober- und Unterseite Spannungsdifferenzen auftreten, welche ausserdem bei den Reizbewegungen ganz gesetzmässige Veränderungen erleiden.

A. J. Kunkel (4), welcher unter der Leitung von Sachs arbeitete, glaubte, sich an den grünen Laubblättern der verschiedensten Pflanzen davon überzeugt zu haben, dass sich bei Ableitung mittels unpolarisierbarer Elektroden unter sonst gleichen Bedingungen die Blattnerven positiv gegen die grüne Blattfläche verhalten. „Der starke Mittelnerv ist schwach positiv wirksam gegen die dünneren Seitennerven: an letzteren sind die Vereinigungspunkte zweier Nerven stark positiv wirksame Stellen." Das Zeichen dieser Spannungsdifferenzen würde aber nach Kunkel ganz wesentlich von dem jeweiligen Imbibitionszustand der Ableitungsstellen abhängen, indem sich jede, etwa durch Aufbringen eines Tropfens längere Zeit benetzt gewesene Stelle (anfänglich) stets positiv gegen die nur kürzere Zeit benetzte verhält, was schon bei ungleichzeitigem Anlegen der ableitenden Elektroden hervortritt. Schienen schon diese Erfahrungen für die grosse Bedeutung der Wasservertheilung resp. Wasserverschiebung in den pflanzlichen Theilen bezüglich des Zustandekommens elektromotorischer Wirkungen zu sprechen, so war dies in noch höherem Grade der Fall bei Kunkels Versuchen über den Einfluss von Verletzungen und Biegungen auf die Entwicklung von Spannungsdifferenzen. Bei Ableitung von 2 an sich stromlosen Punkten eines grünen Stengels entsteht jedesmal eine Spannungsdifferenz, wenn in der Nähe der einen Elektrode eine Verletzung (Schnitt, Quetschung) angebracht wird, und zwar verhält sich die betreffende Elektrode negativ zur anderen. Dieselbe Erscheinung tritt beim Abbiegen des Stengels ein, wenn dieses plötzlich mit einem Ruck geschieht. Gleichmässig langsames Biegen beeinflusst das Galvanometer dagegen in keiner Weise. Durch umgeschlungene Fäden war jede Verschiebung der Elektroden an dem Stengel verhindert.

Die theoretische Verwerthung dieser später auch von O. Haake (5) bestätigten Erfahrungen, welche, wie seinerzeit die von Grün-

hagen aufgestellte Theorie der thierisch elektrischen Erscheinungen, von den sogenannten Diaphragmaströmen ausgeht, hat sich in der Folge als ebensowenig stichhaltig erwiesen wie diese. Es zeigt sich eben auch hier wieder sehr klar, dass es zur Erklärung einer physiologischen Erscheinung nicht genügt, ein einzelnes rein physikalisches Merkmal für sich in den Vordergrund zu stellen, sondern dass man vor Allem im Auge zu behalten hat, dass es sich um Lebenserscheinungen handelt, deren eigentliches Wesen durch ein complicirtes Zusammenwirken physikalischer und chemischer Kräfte bedingt wird.

Kunkel glaubte, ein allgemein anwendbares und in allen Fällen geltendes Erklärungsprincip der an pflanzlichen Theilen unter Umständen zu beobachtenden elektrischen Erscheinungen in dem Auftreten von „Wasserverschiebungen" gefunden zu haben. Was zunächst seinen Grundversuch mit grünen Blättern anlangt, so wird als Ursache der beobachteten Spannungsdifferenzen der verschiedene Widerstand der abgeleiteten Gewebepartien gegen das von den feuchten Elektroden her eindringende Wasser bezeichnet, wodurch es eben zu den erforderlichen „Wasserverschiebungen" kommen soll. In der That ist die verschiedene Benetzbarkeit der Rippen und des Mesophylls eine an vielen Blättern leicht zu constatirende Thatsache. Aber man kann dieselbe, wie Haake bemerkt, sofort aufheben, wenn man das Blatt feucht abwischt oder gar mit einer bleibenden Wasserschicht überzieht, ohne dass sich dann etwas im elektrischen Verhalten änderte. Noch viel beweisender ist das gleichartige Verhalten andauernd untergetauchter Blätter (Vallisneria, Nitella), „von denen man, selbst wenn sie unter Wasser liegen (bei 1/2—1 mm Dicke der Wasserschichte), regelmässige Ströme ableiten kann". Ferner ist nach Haake auch zu beachten, „dass das normale, elektrische Verhalten nur am lebenden Blatte sich zeigt. Ein durch momentanes Eintauchen in siedendes Wasser getödtetes Blatt zeigt, wenn es etwa 1—2 Tage im feuchten Raume aufbewahrt wird, keinen Ausschlag, ebensowenig wie ein freiwillig abgestorbenes, und doch sind die Bedingungen für quantitativ verschiedene Wasserbewegung immer noch vorhanden".

Auch gegen die Beweiskraft des „Tropfenversuches" wendet Haake ein, dass derselbe auch dann gelingt, wenn er an einem Blatte angestellt wird, dessen Gewebe durch längeres Einlegen in Wasser völlig imbibirt sind, „sodass gar kein Anlass zur Wasseraufnahme von den Elektroden her vorliegt".

Als die für seine Ansicht beweisendste Thatsache bezeichnet Kunkel den Umstand, dass nur bei raschem, nicht bei langsamem Abbiegen eines grünen Stengels elektromotorische Wirkungen hervortreten. Ohne indessen leugnen zu wollen, dass bei rein mechanisch bedingten raschen und genügend ausgiebigen Wasserverschiebungen in todten oder lebenden Pflanzentheilen elektrische Erscheinungen auftreten können, muss doch entschieden dagegen Verwahrung eingelegt werden, dass solche unter allen Umständen bloss auf Wasserbewegung beruhen. Die später mitzutheilenden Versuche an reizbaren Blättern beweisen dies zur Genüge. Vor Allem handelt es sich um die Erklärung der in manchen Fällen hervortretenden dauernden und oft sehr beträchtlichen Spannungsdifferenzen an gewissen Pflanzenorganen, deren Deutung von dem erwähnten Standpunkte aus auch Kunkel unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet. Denn man wird es

wohl kaum als eine ausreichende oder auch nur wahrscheinliche Erklärung gelten lassen wollen, wenn der starke „Ruhestrom", welchen Kunkel an dem Mimosenblatte bei Ableitung einerseits vom oberen Umfang des an der Basis des gemeinsamen (primären) Blattstieles gelegenen reizbaren Wulstes und andererseits von einem der beiden starken Stacheln neben der Insertionsstelle des Blattes erhielt (bis zu 0,1 Dan.) darauf zurückgeführt wird, dass man an Gebilden, „die besonders zu dem Zwecke gebaut sind, ihren Wasserbestand rasch zu variiren, schnell grosse Mengen aufzunehmen und wieder abzugeben, schon in der Ruhestellung bei Benetzung gewisser Theile ausgiebige Diffusionsströme einleitet". Freilich fanden aber gerade die für die theoretische Auffassung wichtigsten, ja schliesslich allein maassgebenden elektromotorischen Wirkungen reizbarer Pflanzentheile von Seite Kunkels nur wenig Beachtung, und sind seine diesbezüglichen Angaben durch die späteren Arbeiten Burdon-Sandersons weit überholt.

Aber auch die von Kunkel an den verschiedensten grünen Blättern beobachteten, an sich geringfügigeren Spannungsdifferenzen müssen nach den Untersuchungen von Haake als vitale, physio-

Fig. 137.

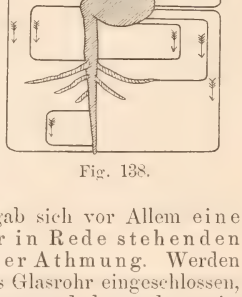


Fig. 138.

logische Vorgänge aufgefasst werden. Es ergab sich vor Allem eine überaus deutliche Abhängigkeit der in Rede stehenden elektromotorischen Wirkungen von der Athmung. Werden geeignete Blätter oder Stengel in ein tubulirtes Glasrohr eingeschlossen, in welches einerseits die Elektroden hereinragen und das andererseits die Durchleitung von Gasen gestattet (Fig. 137), so zeigte sich stets eine rasche Verminderung der ursprünglich vorhandenen Spannungsdifferenz zwischen der Mittelrippe (dicht bei deren Uebergang in den Stiel) und dem Mesophyll etwa in der Mitte des Blattes, wenn der Sauerstoff völlig durch feuchten Wasserstoff verdrängt wurde. Bei neuerlicher Zuleitung von Luft erreicht der Strom bald wieder annähernd seine frühere Stärke. Ebenso verhielten sich Keimpflänzchen von Pisum sativum bei Ableitung vom Wurzelhals und Stengel, an welchen vorher schon Hermann (3) einen völlig regelmässigen und kräftigen Strom gefunden hatte, indem sich das Würzelchen negativ gegen den Körper (die Cotyledonen) verhält. (Die Kraft geht oft bis über $^1/_{10}$ Dan.) Johannes Müller-Hettlingen (3), welcher auf Veranlassung Hermanns diese Erscheinung näher untersuchte, formulirte folgendes Gesetz: „Denkt man sich die eine der ableitenden Elektroden beständig an den Cotyledonen an-

gelegt, während man mit der anderen successive von den übrigen Stellen des Keimlings hypercotyl oder hypocotyl ableitet, so tritt immer eine elektromotorische Kraft auf, die sich herleitet von der Elektropositivität der Samenschalen resp. Cotyledonen gegenüber der Elektronegativität aller übrigen Theile des pflanzlichen Keimlings, und zwar ist diese Kraft um so geringer, je näher den Cotyledonen die wandernde Elektrode hyper- oder hypocotyl angelegt wird." Die beistehende Fig. 138 giebt eine schematische Uebersicht dieses Verhaltens.

Unter Umständen beobachtete Haake bei Unterbrechung der Athmung nicht nur Abnahme, sondern Umkehr oder auch Zunahme des ursprünglichen Stromes. „Auch Pflanzentheile, die von Natur aus eine bedeutende Athmungsdifferenz zeigen, geben aussergewöhnlich starke Ströme, so vor Allem die Sexualorgane der Blüthe, z. B. bei Ableitung vom Pistill oder einer Anthere und dem Blüthenstengel." In solchen Fällen beobachtete Haake am Capillarelektrometer Ausschläge von 50—80 sc., während an grünen Blättern der Erfolg sich im Ganzen um 15—20 sc. herum bewegte.

Relativ sehr beträchtliche Spannungsdifferenzen treten auch dann auf, wenn die Athmungsthätigkeit eines Pflanzentheils nur im Bereich der einen ableitenden Elektrode durch Abschluss der Sauerstoffzufuhr gehemmt wird, wie dies Haake dadurch erzielte, dass er Keimpflänzchen von Pisum oder Faba in ein zweitheiliges Rohr einschloss und nur in der einen Hälfte die Luft durch Wasserstoff verdrängte (vergl. Fig. 137). In einem gegebenen Falle stieg an einem 14 Tage alten Pisum-Keimling bei Ableitung vom Wurzelhals und der Stengelspitze der anfängliche Ausschlag von + 5 sc. nach Verdrängung des Sauerstoffs an der Wurzel und unteren Stengelparthie auf + 57 sc., um bei erneutem Luftzutritt wieder auf + 14 sc. zu sinken. Aehnlich wirkt bei ungehindertem Luftzutritt jede etwa durch Abkühlung oder Temperatursteigerung zu erzielende locale Aenderung der Athmungsintensität eines Pflanzentheiles im Bereich der einen oder anderen Elektrode.

Auch der Assimilationsprocess scheint nach Haakes Versuchen die Grösse der an grünen Blättern zu beobachtenden Spannungsdifferenzen mitzubedingen, indem sich bei Sistirung der Kohlensäurezersetzung durch Verdunkelung regelmässig eine Verminderung des anfänglichen Stromes geltend machte. „Stellt man die normalen Bedingungen wieder her (durch Belichtung), so tritt dem Sinne nach die frühere Spannung wieder ein; aber an Grösse fast niemals, sie bleibt entweder kleiner oder wird grösser." Chlorophyllfreie Blätter (Blumenblätter) zeigen bei Abschluss des Lichtes keinerlei Veränderungen in ihrem elektrischen Verhalten. Als wesentlichstes und wichtigstes Ergebniss der mitgetheilten Untersuchungen dürfte wohl die Thatsache zu bezeichnen sein, dass zwischen Zellen oder richtiger Zellterritorien eines Pflanzenorganes oder einer ganzen Pflanze, welche sich, ganz allgemein ausgedrückt, hinsichtlich ihres Chemismus verschieden verhalten, elektrische Spannungsdifferenzen auftreten.

Ein wesentlich erhöhtes Interesse gewinnen die in der Mehrzahl der Fälle, wenigstens im Vergleich mit den entsprechenden Wirkungen thierischer Theile, recht geringfügigen elektromotorischen Erscheinungen pflanzlicher Organe durch die viel auffälligeren Phänomene an reiz-

baren Pflanzen, deren Untersuchung mit der schönen Entdeckung Burdon-Sandersons beginnt, dass die Reizbewegungen des Blattes von Dionaea muscipula von höchst charakteristischen Veränderungen der ursprünglich zwischen Ober- und Unterseite vorhandenen Spannungsdifferenzen begleitet sind (6).

Ehe jedoch hierauf näher eingegangen werden kann, erscheint es erforderlich, Einiges über Bau und Struktur der betreffenden Pflanzentheile, sowie über die Art und Ursache der Reizbewegungen vorauszuschicken.

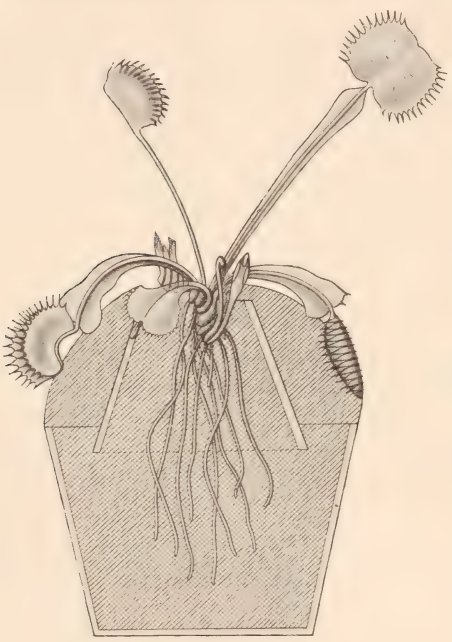


Fig. 139.

Von dem Gesammthabitus der Dionaea muscipula mag beistehende Fig. 139 eine Anschauung geben, welche zugleich zeigt, in welcher Weise H. Munk, dem wir eine ausführliche Arbeit über die elektromotorischen Wirkungen und die Reizbewegungen dieser Pflanze verdanken (7), die zur Untersuchung benützten Exemplare setzen liess, um von den Blättern in bequemer Weise ableiten zu können.

Das Blatt, dessen Länge im ausgewachsenen Zustande zwischen 2 und 12 Ctm. schwankt, zerfällt seinen äusseren Umrissen nach in 3 Abschnitte: den geflügelten Blattstiel, den ungeflügelten Theil desselben und die Blattspreite. Die letztere besteht aus zwei scharf getrennten Hälften, die sich wie die Flügel des Blattstieles an die stark nach unten vorgewölbte Mittelrippe anschliessen. Am Rande verlängert sich die Blattspreite in ziemlich regelmässigen Zwischenräumen in borstenartige Fortsätze, welche beim Zuklappen des Blattes alternirend in einander greifen. Auf der Oberfläche jeder Blatthälfte stehen drei kleine Haare, von denen eines nahe der Mittelrippe, die beiden andern etwas mehr nach aussen stehen und hauptsächlich der Sitz der Reizbarkeit sind. Ausserdem ist die innere Oberfläche des Blattes mit zahlreichen scheibenförmigen Drüschen ausgestattet. „Während die Flügel des Blattstiels aus einem weichen, schnell welkenden Gewebe bestehen, zeigen die Blattflügel eine knorpelartig spröde, saftige, resistente Beschaffenheit.“ Von dem das Centrum der Mittelrippe durchziehenden

Fibrovasalstrang laufen in ziemlich gleichen Abständen Seitennerven aus, welche in der Nähe des Blattrandes ein zierliches Bogensystem bilden (Fig. 140). Das Parenchym der Blattflügel besteht durchweg aus länglichen oder langgestreckten Zellen, deren Längsaxen parallel den Hauptsträngen der Seitennerven und senkrecht zur Mittelrippe verlaufen (Fig. 141), und deren Querschnitt (am Längsschnitt des Blattes) kreisförmig erscheint. Zwischen den einzelnen Zellen bestehen grosse Intercellularlücken.

Unter der Epidermis der Blattoberfläche, deren länglich 6eckige Zellen reichlich Stärke enthalten, liegt eine Schicht etwas kürzerer, dünnwandiger Zellen, auf welche ungefähr 2—3 Lagen grösserer, langer, cylindrischer Zellen folgen, welche fast gar keinen geformten Inhalt zeigen (Fig. 141). „Die innerste Schicht dieser Zellen stösst an die langen, schmalen Zellen, welche die Fibrovasalstränge in den Blattflügeln begleiten. Unterhalb des Gefässbündels liegen 2—3 Reihen Zellen von derselben Beschaffenheit wie die eben beschriebenen, dann 3—4 Schichten bedeutend schmalerer, kleinerer, chlorophyllreicher

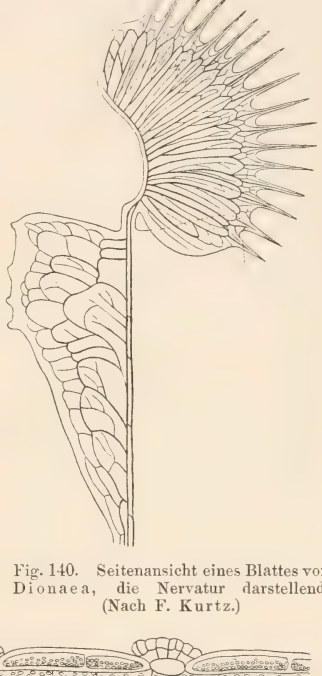


Fig. 140. Seitenansicht eines Blattes von Dionaea, die Nervatur darstellend. (Nach F. Kurtz.)

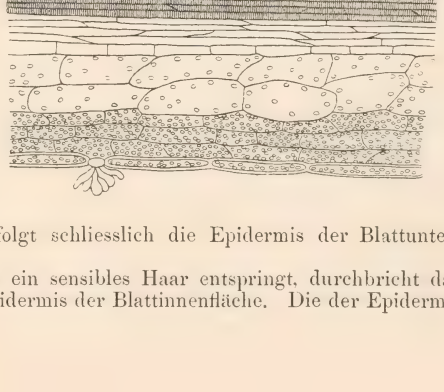


Fig. 141. Querschnitt durch die Lamina eines Dionaeablattes parallel den Seitennerven. (Nach F. Kurtz.)

Zellen, und auf diese folgt schliesslich die Epidermis der Blattunterseite“ (F. Kurtz).

An der Stelle, wo ein sensibles Haar entspringt, durchbricht das Blattparenchym die Epidermis der Blattinnenfläche. Die der Epidermis

zunächst liegenden Parenchymzellen sind hier kleiner und bilden einen, aus 4—5 Etagen von polygonalen Zellen bestehenden, im Querschnitt kreisrunden Cylinder, der sich über die Blattoberfläche erhebt und ungefähr $^1/_{10}$ der Gesammtlänge des Haares beträgt. Auf dem Cylinder erhebt sich das eigentliche, schlank kegelförmige Haar, welches kein Gefässbündel enthält und aus langen, schmalen Zellen besteht. (F. Kurtz 8.)

Legt man unpolarisirbare Elektroden an die entgegengesetzten Enden eines frischen unversehrten Dionaea-Blattes an, so lässt sich, wie zuerst Burdon-Sanderson fand, mittels eines eingeschalteten Galvanometers ganz regelmässig ein Strom constatiren, welcher im Blatte selbst vom Stielende (nach H. Munk dem vorderen Ende) zu dem vom Stiel abgewendeten (hinteren) Ende fliesst (Sandersons „normaler Blattstrom"). Bei Ableitung von symmetrisch gelegenen Punkten der äusseren (unteren) Fläche der Blattflügel fand Munk entweder keinen Strom oder nur ganz schwache, regellose Wirkungen. Denkt man sich in der Fläche eines Blattflügels Linien senkrecht auf die Mittelrippe gezogen („Querlinien" Munk), so verhält sich jeder Punkt einer solchen negativ gegen den zugehörigen Punkt der Mittelrippe und zwar bis zu einer gewissen Grenze um so stärker, je näher der betreffende Punkt der Querlinie dem Blattrande liegt. An der mittelsten Querlinie ist der negativste Punkt nur wenig von der Mitte der Linie entfernt. Je mehr aber eine Querlinie dem vorderen oder hinteren Blattrande nahekommt, nähert sich der negativste Punkt dem äusseren Blattrand. Die Verbindungslinie der negativsten Punkte aller Querlinien, welche der Mittelrippe nahezu parallel verläuft, bezeichnet Munk als Hauptlängslinie des Blattflügels; ihr steht als positivster Punkt des Blattes das vordere Ende des hintersten Drittels der Mittelrippe gegenüber. Die Vertheilung und Grösse der Spannungen an der oberen (inneren) Blattfläche entspricht nach Munk durchaus der an der äusseren (unteren), so dass bei Ableitung von 2 gleich gelegenen Punkten beider Flächen im Allgemeinen kein Strom resultirt, was aber, wie Burdon-Sanderson später fand, keineswegs der Fall ist. Die beschriebenen elektromotorischen Wirkungen des Dionaea-Blattes sind an das Leben desselben geknüpft und nehmen beim Absterben bis auf Null ab. Die absolute Grösse der in Betracht kommenden elektromotorischen Kräfte ist ziemlich beträchtlich. „Den Spannungsunterschied zwischen einem Punkte in der Gegend der Haupt-Längslinie und einem Punkte in der hinteren (vom Stiel abgewendeten) Hälfte der Mittelrippe = 0.04—0.05 Dan. zu finden, ist nichts Ungewöhnliches."

Bei dem Versuch einer Erklärung aller dieser elektromotorischen Wirkungen am „ruhenden" Blatte gelangt Munk zur Aufstellung einer „Molekulartheorie", in welcher die Parenchymzellen selbst als cylindrische Molekeln fungiren und derart elektromotorisch wirken, „dass die positive Elektrizität von der Mitte der Zelle nach jedem der beiden Pole hingetrieben wird, die letzteren also positiv sind gegen die Mitte".

Bekanntlich theilt Dionaea mit einigen wenigen anderen Pflanzen die auffallende Fähigkeit, unter gewissen Umständen unmittelbar sichtbare Bewegungen ausführen zu können, welche im gegebenen Falle in einem raschen Zusammenklappen der beiden Blattflügel bestehen, wodurch angeflogene Insekten eventuell gefangen werden. Diese Art

von Bewegung (Reizbewegung) lässt sich durch ihre Schnelligkeit und Energie leicht von den langsamen „Resorptionsbewegungen" unterscheiden, welche, häufig an die ersteren sich anschliessend, nur dann rein hervortreten, wenn resorbirbare Substanzen (Fleisch, Eiweiss etc.) sorgsam und ohne Berührung der empfindlichen Haare auf die innere Blattfläche gebracht werden. Während die Schliessung des gereizten Dionaea-Blattes sehr rasch (längstens in einer Minute) erfolgt, kann die Wiederöffnung sich über viele Stunden (24—36) erstrecken. Ist es aber eine resorbirbare Substanz, welche die Schliessung veranlasst hat, so beginnt die Öffnung eventuell erst nach mehreren Tagen.

Reizempfindlich erweist sich die ganze Innen(Ober-)fläche des Blattes, doch sind es, wie erwähnt, vor Allem die 6 Haare, welche zu je drei auf jedem Blattflügel stehen, deren Reizbarkeit so auffallend hervortritt, dass man sie eine Zeit lang für allein empfindlich hielt. Abschneiden des Blattstieles oder Durchschneiden des Zwischengliedes zwischen Blatt und Stiel wirkt nicht als Reiz, so lange der Schnitt nicht die untere Grenze der Blattmittelrippe erreicht, wo unter der Epidermis der Oberseite die Vertikalreihen der reizbaren Parenchymzellen auftreten. Auch Abschneiden der Randborsten bleibt wirkungslos. Dagegen bringt jeder Schnitt durch die Dicke des Blattes an beliebiger Stelle das Blatt zur Schliessung.

Während leichter Druck auf die obere Blattfläche wirkungslos bleibt, führt stärkeres Drücken zur Auslösung einer Reizbewegung, ebenso Ritzen mit einer spitzen Nadel. Die Unterfläche des Blattes erweist sich allen diesen Eindrücken gegenüber ganz unempfindlich. Es ergiebt sich hieraus, dass nur die obere Schicht des Blattflügel- und Mittelrippenparenchyms reizbar und reizleitend ist, womit auch der Umstand in Uebereinstimmung steht, dass die an sich nicht reizbaren Haare auf je einem, die Epidermis durchbrechenden Zapfen reizbarer Parenchymzellen sitzen und gewissermaassen als Hebel (wie etwa die Tasthaare bei Thieren) auf jenen wirken. Man kann mit scharfer Scheere jedes Haar von der Spitze nach der Basis abtragen, ohne eine Reizbewegung hervorzurufen, bis man in die Nähe des knopfförmigen Zapfens von Blattflügelparenchym kommt, dessen Berührung das Blatt sofort zum Schliessen bringt.

Neben mechanischen Einwirkungen ist auch Wasserentziehung als Reiz für das reizbare Parenchym an der Haarbasis anzusehen. Brachte Darwin (9) Blätter von Dionaea in concentrirte Zuckerlösung oder auch nur ein Tröpfchen derselben an ein reizbares Haar, so schlossen sich die Blätter rasch. Munk beobachtete denselben Erfolg mit Alkohol und concentrirter Kochsalzlösung, sowie auch dann, wenn die Pflanzen plötzlich rascher Verdunstung in trockener Luft ausgesetzt werden.

Bei den Bewegungen des Dionaea-Blattes handelt es sich, wie überhaupt bei allen Pflanzenbewegungen, um Vorgänge, welche sich in keiner Weise mit Contractionserscheinungen von Muskeln oder überhaupt wirklich contractilen Gebilden vergleichen lassen. Vielmehr hat man es mit sehr eigenartigen Beispielen von Zellencoordination zu thun, wobei ganz andere mechanische Principien zur Geltung gelangen wie dort. Am anschaulichsten lässt sich das eigentliche Wesen pflanzlicher Bewegungsvorgänge an dem altberühmten Beispiel der Mimosa pudica erläutern. Jeder Blattstiel der „Sinnpflanze" trägt 4, mit je 2 Reihen Blättchen besetzte secundäre Blattstiele. Am Tage sind die

Hauptblattstiele gehoben und die secundären ausgebreitet wie die gespreizten Finger einer Hand. Die einzelnen Blättchen sind flach auseinandergelegt, so dass sie mit ihren Flächen eine Ebene bilden. Des Nachts aber sinken die Blätter nach abwärts, die Blattstiele 2. Ordnung legen sich an einander, und die Blättchen richten sich auf, so dass die zugekehrten Oberseiten derselben sich berühren. Dieselbe Lageveränderung aller Blätter kann man auch am Tage jederzeit sofort herbeiführen, wenn man entweder die ganze Pflanze stark erschüttert oder in eine Atmosphäre bringt, welche Chloroform oder Aetherdämpfe enthält. Aber auch ganz local oder doch nur in beschränkter Ausbreitung lassen sich dieselben Wirkungen durch mechanische Reizung (Berührung, Stechen, Schneiden) einzelner Theilblättchen und vor Allem der Stelle erzielen, wo der Hauptblattstiel sich an den Stamm ansetzt. Hier befindet sich eine wulstförmige Verdickung, welche in ähnlicher Weise auch an der Basis der secundären und tertiären Blattstiele entwickelt ist. In jedem Falle wird eine Reizbewegung nur ausgelöst bei Berührung der Unterseite eines solchen Gelenkwulstes, während die Oberseite fast ganz unempfindlich erscheint. Bei anatomischer Untersuchung eines solchen Wulstes findet man ihn durchzogen von einem Gefässbündel und zwischen demselben und der grünen Rinde eine Lage sehr succulenter Zellen, die auf der oberen (unempfindlichen) Seite des Gelenkwulstes ziemlich dickwandig, an der Unterseite dagegen relativ dünnwandig sind. Wenn man einen solchen Wulst quer durchschneidet, so zieht sich, wie schon Brücke (10) bemerkt, auf beiden Seiten ein Trichter ein, der dadurch zu Stande kommt, dass von Hause aus in der lebenden Pflanze eine Spannung zwischen den succulenten Zellen des Gelenkwulstes und dem Gefässbündel besteht, „so dass also, wenn man durchschneidet, der zellige Theil sich in der Richtung der Längsaxe auszudehnen sucht, während das centrale Gefässbündel sich nicht über seine frühere Länge verlängern kann. Es ist, als ob man durch ein durchbohrtes Kautschukstück einen unausdehnsamen Draht hindurchgezogen und nun mittels einer Schraubenmutter an dem Ende des Kautschukstückes dasselbe zusammengepresst hätte“ (Brücke). Wenn also ein Blattstiel seine Lage ändert, so kann dies geschehen, indem die Spannung in der oberen Wulsthälfte stärker wird oder umgekehrt in der unteren abnimmt.

Es lässt sich leicht zeigen, dass bei der Reizung stets das Letztere der Fall ist. Vergleicht man die Farbe der reizbaren Unterseite eines Blattwulstes vor und nach der Reizung, so zeigt sich ein sehr auffallender Unterschied. Ersterenfalls erscheint sie hellgrün, dann dunkelgrün. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass dieser Wechsel lediglich durch den Austritt von Flüssigkeit aus den Zellen in die vorher mit Luft erfüllten, grossen Intercellularräume bedingt wird, und man sieht leicht, wie hierdurch nothwendig eine Entspannung und Erschlaffung der betreffenden Gewebsschichten zu Stande kommen muss. Die Thatsache, dass auch bei möglichst localisirter Reizung der Unterseite des Bewegungsorganes (Wulstes) von Mimosa Wasser aus allen dort gelegenen Zellen des Parenchyms austritt, beweist an sich die Fortleitung gewisser, in den direct gereizten Zellen ausgelöster Veränderungen des Plasmas, die eben den Wasseraustritt zur Folge haben, auf alle andern Zellen der Unterseite des Wulstes. In der That sah Pfeffer von dem gereizten Punkte aus die dunklere Färbung sich „blitzschnell“ ausbreiten. Wir müssen also schon innerhalb eines und

desselben Wulstes eine Reizleitung von Zelle zu Zelle annehmen. Bei Weitem auffallender ist aber noch die Thatsache der Reizfortpflanzung auf weite Strecken hin, ja über alle Theile einer Pflanze. Das Aeussere dieser Erscheinung ist zu bekannt, um hier näher darauf einzugehen, dagegen müssen die sich dabei abspielenden inneren Vorgänge in Kürze besprochen werden. Ich halte mich dabei im Wesentlichen an die Darstellung, welche Haberlandt (11) in seiner Abhandlung über das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze gegeben hat.

Schon Dutrochet (12) suchte zu entscheiden, in welchen Theilen der Pflanze überhaupt die Reizleitung erfolge. Dass die Rinde dabei unbetheiligt ist, ergab sich aus dem Umstande, dass Abschälen eines Ringes derselben die Reizfortpflanzung in einem Ästchen nicht behinderte. Ebensowenig ist dies der Fall nach Entfernung des Markes. Es zeigte sich ausnahmslos nur der Holzkörper, oder richtiger das Fibrovasalsystem (Gefäss- und Basttheil), betheiligt.

Dutrochet selbst deutete schon an, dass die Reizfortpflanzung auf Bewegung der in den leitenden Elementen enthaltenen Flüssigkeit beruhe. In der Folge wurde diese Anschauung dann wesentlich gestützt durch Versuche von Meyen (13), Sachs (14) und Pfeffer (15). Dem Ersteren war schon aufgefallen, dass beim Einschneiden eines Stengels der Mimosa aus der Wunde sehr rasch ein Flüssigkeitstropfen hervorquillt, worauf dann sofort die Reizbewegung der Blätter erfolgt. Dieser Flüssigkeitstropfen, welcher bei Verwundung von Blatt oder Stamm der Mimosa ganz plötzlich zum Vorschein kommt, hat bei fast allen Erklärungsversuchen der Reizleitung eine grosse Rolle gespielt und zur Aufstellung einer „physikalischen" Theorie derselben geführt. Sachs (l. c. p. 482) erblickt in dem raschen Hervorschiessen eines Wassertropfens aus dem angeschnittenen Holzkörper einen Beweis dafür, dass bei einer sehr reizbaren Mimose das Wasser im Holzkörper unter einem hohen Drucke steht, während anderseits auch die reizbaren Parenchymzellen der unteren Hälfte des Gelenkpolsters im höchsten Grade turgescent sind. „Das Wasser wird also einerseits durch die endosmotische Ueberfüllung der Zellen des Schwellkörpers ein Streben haben, durch die Wände derselben hinauszufiltriren, anderseits wird der Druck, unter welchem das Wasser im Holzkörper steht, dahin wirken, das Wasser von aussen her in die Zellwände des Schwellkörpers hineinzutreiben". In der ungereizten Pflanze halten beide Druckkräfte einander das Gleichgewicht. Durch einen Schnitt in den Stamm wird dieser Gleichgewichtszustand gestört, das Wasser bewegt sich im Holze gegen die Wunde zu, der Druck in demselben vermindert sich, und nun filtrirt aus dem stark turgescirenden, reizbaren Parenchym des Gelenkwulstes das Wasser in die Zellwände hinein; hier folgt es der Richtung, in welcher die Spannung abnimmt und fliesst dem Holzbündel des axilen Stranges zu. Mit der Turgorabnahme des unteren Gelenkwulstes tritt dann die Reizbewegung ein.

Nach dieser Anschauung hätten wir es mit wirklich reizbaren Zellen nur im Parenchym der Unterseite der Gelenkwülste zu thun, deren Plasma durch irgendwelchen Reiz durchlässig für Wasser wird, welches nun durch die Zellhaut in die Intercellularräume filtrirt. Die Beziehung zwischen entfernten Gelenkwülsten würde aber nur eine rein physikalische sein, vermittelt durch eine gespannte, continuirliche Wassermasse im Holztheil

der Pflanze. Demgegenüber wäre nun aber noch eine andere Möglichkeit zu erwägen, die vielleicht von vorneherein sogar ansprechender scheinen möchte. Es könnten in den Gefässbündeln auch reizbare Zellen vorhanden sein, welche die Fortpflanzung des Reizes von Gelenk zu Gelenk vermitteln. Diese Annahme erhielt eine wesentliche Stütze durch die Entdeckungen Tangls, Russow's und Gardiner's (Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg. III. Bd. 1884), betreffs der Verbindung der Plasmakörper benachbarter Zellen durch zarte Plasmafäden. Solche Verbindungen wurden in der That auch zwischen den Zellen des reizbaren Parenchyms der Gelenkwülste gefunden, und was lag näher, als ähnliche Leitungsbrücken auch zwischen ihnen und den Zellen der reizleitenden Gefässbündel anzunehmen. Ein einfaches Mittel, um diese Frage zu entscheiden, schien in der Anwendung localer Narcose (mit Aether oder Chloroform) zu liegen. Seit Cl. Bernard weiss man, dass die Reizbarkeit der Mimose vorübergehend aufgehoben werden kann durch Aetherisiren. Wenn dies für das reizbare Parenchym der Gelenkpolster gilt, so liegt es nahe, anzunehmen, dass die etwa vorhandenen reizbaren Zellen in den Gefässbündeln das gleiche Verhalten zeigen. Die Reizfortpflanzung müsste durch locale Narcose sistirt werden. Die Versuche, welche Pfeffer (15) in dieser Richtung anstellte, schienen jedoch ein gegentheiliges Resultat zu ergeben. Wurde nämlich das mittlere Stück eines secundären Blattstieles chloroformirt oder ätherisirt, so pflanzte sich dennoch ein Wundreiz regelmässig, ein Stossreiz wenigstens bisweilen über die narkotisirte Strecke fort. Hiernach hält es Pfeffer für bewiesen, „dass Wasserbewegung die alleinige Ursache der Fortpflanzung des Reizes ist. Diese Wasserbewegung findet in den Gefässbündeln statt. Wird die Reizung durch Einschneiden in ein Gefässbündel bewerkstelligt, wobei aus der Wunde Flüssigkeit hervorquillt, so beruht die Störung des Gleichgewichtes in der Wasservertheilung des Gefässbündels auf Wasserentziehung. Wenn dagegen ein einfacher Stossreiz einwirkt, so tritt aus dem gereizten Parenchym des Gelenkes ein gewisses, wenn auch geringes Flüssigkeitsquantum in das Gefässbündel über, so dass in diesem Falle die Wasserbewegung durch eine Zufuhr von Wasser bewirkt wird (Pfeffer l. c. p. 315). In jedem Falle führt also Pfeffer auch die Uebertragung des Reizes von dem Gefässbündel auf das reizbare Parenchym des Gelenkpolsters, sowie umgekehrt auf Wasserbewegung zurück. Die Störung des Gleichgewichtes pflanzt sich im ersteren Falle bis auf die innersten, an das Bündel unmittelbar angrenzenden Zelllagen des reizbaren Parenchyms fort, wo sie „wie ein mechanischer Reiz" wirkt und die Bewegung auslöst.

Eine weitere Stütze für diese Anschauungen scheint in den Beobachtungen von Haberlandt gegeben zu sein, welcher findet, dass bei Mimosa der Reiz sich auch über abgestorbene Blattstielstrecken fortpflanzt, wenn dieselben durch Abbrühen getödtet wurden. War dies wirklich völlig der Fall, so wäre damit in der That ein zwingender Beweis gegeben, dass bei Mimosa die Reizleitung nicht durch ein System zusammenhängender, reizbarer resp. reizleitender Protoplasten des Gefässbündels vermittelt wird, sondern auf einer durch die Verletzung

bewirkten Störung des hydrostatischen Gleichgewichtes beruht, welche sich auch über die getödtete Blattstielzone fortpflanzt. In diesem Sinne würde also eine Saftbewegung die Reizleitung vermitteln.

Haberlandt verlegt dieselbe in bestimmte schlauchförmige Zellen, welche im Leptomtheil der Gefässbündel (Weichbast) liegen; ihr Bau ist insofern bemerkenswerth, als jede ihrer Querwände einen einzigen sehr grossen Tüpfel besitzt, dessen Schliesshaut porös und von Plasmafäden der benachbarten Zellkörper durchzogen ist. Obschon nun diese „reizleitenden" Zellen dem das centrale Gefässbündel des Gelenkpolsters umgebenden Collenchymring dicht angrenzen, dessen Zellen wieder mit den Elementen des reizleitenden Parenchyms durch Plasmabrücken zusammenhängen, so besteht doch nach Haberlandt keine derartige directe Verbindung zwischen jenen und dem Collenchym. Man hätte es demgemäss mit 2 Systemen von Zellen zu thun, die einander functionell coordinirt sind, aber doch in keiner directen leitenden, d. h. plasmatischen, Verbindung stehen.

Nach Haberlandt würde man sich vorzustellen haben, dass in den intacten reizleitenden Zellenzügen des Leptoms ein sehr hoher hydrostatischer Druck des Zellsaftes besteht, durch welchen die Längswände der reizleitenden Zellen elastisch gedehnt werden; die dadurch bedingte Wandspannung repräsentirt nun die unmittelbare Kraftquelle, welche bei einer Verletzung des reizleitenden Systemes die nach dem Orte des plötzlich verminderten Druckes gerichtete Saftbewegung hervorruft. Es ist klar, dass dieselbe nur unter der Voraussetzung einer Filtration des Zellsaftes durch die intacten Querwände der aneinanderstossenden Zellen möglich ist. Man muss dann aber noch die weitere, ziemlich unwahrscheinliche Annahme machen, dass die Hautschicht des Plasmabeleges der Tüpfel unter allen Umständen und dauernd einen hohen Grad von Permeabilität besitzt; denn nur so wäre es einigermassen verständlich, dass sich die reizleitenden Zellenzüge wie ein System communicirender, fusionirter Hohlräume verhalten.

Die nächste sich hier anschliessende Frage betrifft die Art, wie unter den gemachten Voraussetzungen die Wasserbewegung in den besprochenen Zellschläuchen als Reiz auf das reizbare Parenchym des Gelenkpolsters wirkt.

Nach Haberlandt wird die Reizübertragung nur durch die mit der Druckschwankung verbundene Volum- und Gestaltveränderung des reizleitenden Gewebes resp. des reizbaren Parenchyms bewirkt. „Wenn nach einer Verletzung des Blattstiels oder Stengels in Folge des Ausgleichs der Druckdifferenzen in den an den Collenchymring eines Gelenkes grenzenden Reizleitungszellen der Turgor plötzlich sinkt, so üben die sich contrahirenden Zellwände der ihren Durchmesser verkleinernden Reizleitungszellen auf das benachbarte Collenchym einen kräftigen Zug aus; wegen der Geschmeidigkeit dieses letzteren pflanzt sich diese Zerrung durch den aus 2—3 Zelllagen bestehenden Ring leicht bis auf die innerste Schicht des reizbaren Parenchyms fort. Ist hier die mechanische Intensität der einem einzelnen Stosse gleichkommenden Zerrung gross genug, so wird die Reizbewegung ausgelöst, und die unter Wasseraustritt sich contrahirenden Zellen bewirken durch die von ihnen ausgehende Zerrung die Reizung aller übrigen reizbaren Zellen des Gelenkes." (Haber-

landt l. c. p. 53.) Noch viel schwieriger ist es, den Mechanismus der Reizübertragung von dem erschlaffenden Parenchym des sich krümmenden Gelenkpolsters auf die Reizleitungszellen und wiederum von diesen auf das reizbare Parenchym eines benachbarten Gelenkes nach einem einfachen Stossreize oder bei chemischer oder thermischer Reizung zu erklären. In diesem Falle könnten nur die mit der Erschlaffung der reizbaren Gelenkhälfte, sowie der sich anschliessenden Krümmung des Gelenkes verbundenen Pressungen möglicherweise eine zur Vermittlung der Reizfortpflanzung ausreichende Störung des hydrostatischen Gleichgewichtes im reizleitenden System bewirken. Wenn allerdings Haberlandt von einer dabei stattfindenden Bewegung des Zellsaftes spricht, „genau so, wie sich in einer Kautschukröhre, in welcher sich Wasser unter einem bestimmten hydrostatischen Drucke befindet, eine locale Drucksteigerung in Form einer Berg- oder Spannungswelle von einem Röhrenende zum andern fortpflanzt", so scheinen mir die anatomischen Verhältnisse der „reizleitenden" Zellen für eine solche Vorstellung nicht eben sehr zu sprechen. Unter allen Umständen dürfte eine abermalige Untersuchung der Reizleitung bei Mimosa durchaus erforderlich sein, ehe ein abschliessendes Urtheil gefällt werden kann und würden sich vielleicht gerade die galvanischen Folgewirkungen der Reizung als ein zweckentsprechendes Hülfsmittel der Untersuchung verwerthen lassen.

Wie dem immer sein mag, sicher beruht in andern Fällen die Reizleitung auf Plasmaerregung unter einander zusammenhängender Zellen und dürfte dies unter Anderem wohl auch für Dionaea gelten.

Wie bei Mimosa werden auch hier die sichtbaren Reizbewegungen durch Wasserverschiebung bewirkt und ist die normale Stellung des ungereizten Blattes das Resultat des Gleichgewichtes zwischen 2 Kräften: einer, die sich bestrebt, das Blatt zu schliessen, und einer andern, die dasselbe zu öffnen strebt. Die Zellen der Oberseite des ruhenden (offenen) Blattes sind stark turgescent, ähnlich jenen der Unterseite der Gelenkwülste von Mimosa. Denkt man sich, wie Munk bemerkt, den Gelenkwulst des primären Blattstieles der Mimosa flächenhaft ausgebreitet und mit dessen eigenthümlicher Nervatur an Stelle seines Holzkörpers ausgestattet, so erhält man in physiologischer Hinsicht einen Dionaea-Blattflügel, nur mit der reizbaren Seite nach unten gekehrt, und man gewinnt im Wesentlichen das ganze Blatt, wenn man sich zwei derartig veränderte Gelenkwülste unter rechtem Winkel so mit einander verbunden denkt, dass das reizbare Parenchym der Wülste ununterbrochen über das Verbindungsstück hinwegzieht.

Es übt daher die obere Zellenlage einen Druck auf die untere aus, so dass sich das Gleichgewicht in folgender Weise bestimmt: auf der unteren Seite das Streben des zusammengepressten Gewebes sich auszudehnen, länger zu werden, und auf der oberen starke Turgescenz, welcher jedoch die Elastizität der Zellhäute entgegenwirkt, die sich bestreben, sich zusammenzuziehen. Wenn nun in Folge der Reizung Wasser aus den Zellen der Oberseite austritt, so wird das Gleichgewicht gestört (Batalin 16) und ein neuer Zustand herbeigeführt, der durch eine wesentliche Erschlaffung und Verkürzung der oberen Schichten charakterisirt ist, die allerdings auch am geschlossenen Blatte nie bis zu völliger Gleichgewichtslage geht, da dies durch die

Berührung der sich begegnenden Blattflügel gehindert wird. Es ergiebt sich dies sehr klar aus dem Umstande, dass nach Abschneiden eines Flügels nahe der Mittelrippe, der andere bei seiner Reizbewegung beträchtlich über die Stellung hinausschlägt, welche er am unversehrten geschlossenen Blatte zeigt. Mit der Verkürzung der oberen Schichten bei der Schliessung geht eine entsprechende Verlängerung der unteren Hand in Hand, so dass jeder Blattflügel aus der nach unten concaven Form in die nach oben concave übergeht. Bei der Oeffnung des Blattes verhält sich natürlich alles umgekehrt, wie bei der Schliessung. Das vorher erschlaffte und verkleinerte obere Parenchym dehnt sich jetzt unter Wachsen des Turgors seiner Zellen aus und gewinnt dadurch seine Spannung wieder. Nach Messungen von Darwin bedingt die Verkürzung der oberen Schichten an einem Blattflügel von 10 mm Breite nur eine Verschmälerung um ca. 0,6 mm. Besonders deutlich lässt sich dies zeigen, wenn man nach Abtragung einer Blatthälfte an der Ober- und Unterfläche der anderen 2 Punkte markirt und dann eine Reizbewegung auslöst; der Abstand jener Marken ändert sich hierbei in entgegengesetztem Sinne.

Mit den geschilderten Reizbewegungen des Dionaeablattes (sowie auch der Blätter von Mimosa) verknüpfen sich nun sehr bemerkenswerthe elektromotorische Wirkungen, die, wie schon erwähnt, zuerst von Burdon-Sanderson als „negative Schwankung" beschrieben worden sind. Als Resultat seiner ersten Beobachtungen theilte Burdon-Sanderson Folgendes mit:

a) „Wenn das Blatt so auf die Elektroden aufgelegt wird, dass der normale Strom bei Ableitung von den beiden Blattenden durch eine Ablenkung der Nadel nach links angezeigt wird und man gestattet einer Fliege, in dasselbe zu kriechen, so schwingt die Nadel in dem Momente, wo die Fliege das Innere erreicht und so die sensitiven Haare der oberen Fläche berührt, nach rechts, während gleichzeitig das Blatt sich über der Fliege schliesst.

b) Nachdem die Fliege gefangen ist, schwingt die Nadel jedesmal, wenn jene sich bewegt, nach rechts.

c) Dieselbe Reihe von Erscheinungen tritt ein, wenn die sensitiven Haare mit einem feinen Pinsel berührt werden, oder wenn 2 Platinelektroden von oben her in das Blatt eingestochen und demselben die Ströme eines Schlitteninductoriums zugeführt werden. Die Erscheinungen variiren, je nachdem das Blatt an verschiedenen Stellen seiner oberen Fläche gereizt wird. Am wirksamsten erweist sich Reizung der mittleren Partie, worauf negative Schwankung nach einem Intervall von $^1/_4$—$^1/_2$ Sec. folgt.

Bei Ableitung von den beiden Enden der Mittelrippe an der Unterseite des Blattes ohne oder auch mit Compensation des bestehenden, von der Basis zur Spitze gerichteten Stromes beobachtete Munk als Folge der Reizung eines der empfindlichen Haare stets eine Doppelschwankung, und zwar eine positive Schwankung mit negativem Vorschlag, und es ist dies selbst dann der Fall, wenn jede sichtbare Reizbewegung des Blattes gänzlich ausbleibt. Bisweilen sah Munk dem negativen Vorschlag noch einen positiven vorausgehen, so dass eine complicirte dreitheilige Schwankungscurve resultirt, doch war dies blos bei wirklicher Bewegung des gereizten Blattes der Fall. Besteht von vorne herein keine Spannungsdifferenz beider Ableitungspunkte, so tritt nichtsdestoweniger

eine Doppelschwankung bei der Reizung hervor, indem der Spiegel zunächst sehr rasch im Sinne eines aufsteigenden Stromes ausschlägt, woran sich eine wesentlich schwächere, entgegengesetzte Ablenkung anschliesst. Bei Ableitung von 2 in derselben „Querlinie" nach Innen von der „Haupt-Längslinie" gelegenen Punkten der unteren Blattfläche tritt als Reizerfolg eine rein positive Schwankung ein, oder es geht ihr höchstens ein spurweiser negativer Vorschlag voraus. Alle diese elektrischen Vorgänge fallen zum grossen Theil in die Zeit des mechanischen, immer leicht wahrnehmbaren Latenzstadiums, d. h. in die Periode, welche sich zwischen dem Reizmoment und dem Beginn der eventuellen Blattbewegung einschiebt. Vom Standpunkte seiner theoretischen Anschauungen über den Aufbau des Dionaeablattes aus elektromotorisch wirksamen Elementen (den „peripolaren" Zellen) liegen zur Erklärung der 2 aufeinanderfolgenden, entgegengesetzten Phasen jeder einzelnen Reizschwankung offenbar 3 Möglichkeiten vor, deren Erörterung mit der Darstellung der beobachteten Thatsachen in der Munk'schen Abhandlung so innig verwebt ist, dass es, wie schon Burdon-Sanderson hervorhebt, in der That sehr schwer ist, Beobachtung und Theorie zu trennen.

Die Doppelschwankung könnte in ähnlicher Weise zu Stande kommen, wie etwa die phasischen Actionsströme bei Muskeln und Nerven, d. h. dadurch, dass die elektromotorischen Elemente an beiden Ableitungsstellen nicht gleichzeitig dieselbe durch die Reizung bewirkte Veränderung (etwa eine negative Kraftschwankung) erleiden, oder es könnten alle Elemente gleichzeitig und in gleichem Sinne, in beiden Phasen aber entgegengesetzte Veränderungen erfahren, oder endlich, und dies ist die Annahme, zu welcher Munk durch Ausschliessung der beiden anderen gelangt, es könnten 2 verschiedene Arten elektromotorischer Elemente vorhanden sein, welche durch die Reizung in entgegengesetztem Sinne verändert werden, wobei die Veränderung in den einen ihren Höhepunkt später erreicht, als in den anderen. „In Folge der Reizung erfahren nach Munk die Zellen der oberen Hälfte der Blattflügelparenchyme und des oberen Mittelrippenparenchyms eine negative, die Zellen der unteren Hälfte der Blattflügelparenchyme und des unteren Mittelrippenparenchyms eine positive Schwankung; d. h. die Negativität der Mitte der Zellen gegen ihre Pole nimmt in Folge der Reizung bei den ersteren Zellen ab, bei den letzteren Zellen zu. Mit grosser Geschwindigkeit müssen diese Veränderungen sich von dem Orte der Reizung aus durch die ganze Zellenmasse fortpflanzen in einer Zeit, die nur klein ist gegen die Dauer des Vorganges in der einzelnen Zelle, da anderenfalls Unterschiede in den elektrischen Erscheinungen je nach dem Orte der Reizung sich hätten kundgeben müssen." Munk glaubt daher, ohne wesentlichen Fehler den elektrischen Vorgang in allen zusammengehörigen Zellen als gleichzeitig annehmen zu können, was, soferne die Leitung eine plasmatische ist, bei der zweifellos geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im pflanzlichen Plasma an sich höchst unwahrscheinlich ist. Aber auch die Grundanschauung Munks von der peripolaren Beschaffenheit der Zellen des Blattparenchyms bedarf zur Zeit wohl nicht erst einer Widerlegung, da sie der Du Bois'schen Molekulartheorie nachgebildet, dieselbe auf sichtbare Elemente überträgt, deren Bau und Beschaffenheit jede derartige Vorstellung wohl von vorneherein ausschliesst. Es ist eine durchaus willkürliche Annahme, die Mitte der

in Betracht kommenden Zellen für dauernd negativ gegen die beiden Enden zu halten, die geradezu unmöglich wird, wenn etwa das Plasma Strömungen zeigt.

Die neueren Untersuchungen von Burdon-Sanderson (17) haben die betreffenden Erscheinungen dem Verständniss wesentlich näher gebracht.

Um die Reizbewegungen des Blattes von vorneherein auszuschliessen, wurden die beiden Flügel durch erhärtenden Gyps, welcher an beiden Enden der Mittelrippe aufgetragen wurde, sowie durch ein Stückchen trockenen Holzes fixirt, welches zwischen beiden Rändern der Blattflügel mit Gyps an die Randstacheln befestigt wurde (Fig. 142). Ausserdem wurde für Erhaltung der günstigsten Temperatur (32—35° C.) gesorgt und die Pflanze in einer feuchten Kammer gehalten.

In Bezug auf die elektromotorischen Wirkungen während der Ruhe stellte sich nun im Gegensatz zu den früheren Angaben von Munk vor Allem die wichtige Thatsache heraus, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die beiden entgegengesetzten Flächen jedes Blattflügels, die äussere und die innere

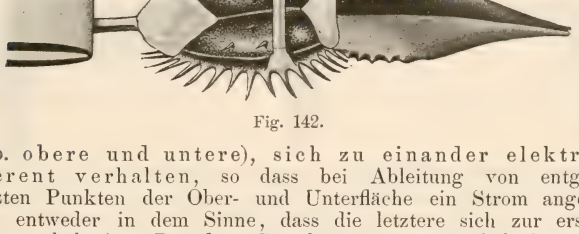


Fig. 142.

(resp. obere und untere), sich zu einander elektrisch different verhalten, so dass bei Ableitung von entgegengesetzten Punkten der Ober- und Unterfläche ein Strom angezeigt wird, entweder in dem Sinne, dass die letztere sich zur ersteren positiv verhält (was Burdon-Sanderson ursprünglich für normal hielt) oder umgekehrt. Der Grad der Positivität und damit die Grösse der Spannungsdifferenz und des Blattstromes im ersteren Falle hängt, wie sich bald zeigte, ganz wesentlich von dem physiologischen Zustande des Blattes ab, und zwar vor Allem von vorhergehenden Reizungen.

Lässt man nach Compensation des Ruhestromes mechanische oder andersartige Reizungen hintereinander in ziemlich rascher Folge auf ein Blatt wirken, dessen Unterfläche bereits positiv ist, so findet man ausnahmslos eine erhebliche Zunahme der Positivität der betreffenden Blattfläche. Nur ganz allmählich tritt dann während der folgenden Ruhezeit eine Abnahme des Stromes ein, die bei gleicher Ableitungsweise bis zu völliger Stromlosigkeit führt und schliesslich tritt, wie schon bemerkt, ein entgegengesetzter Strom hervor, entsprechend Negativität der unteren (äusseren) und Positivität der oberen (inneren) Blattfläche, ein Zustand, den man nach Burdon-Sandersons späteren Mittheilungen als den eigentlich normalen des längere Zeit nicht gereizten Blattes anzusehen hat. An einem solchen ist also der Blattstrom mit Rücksicht auf die innere Oberfläche aussteigend. Reizt man in einem solchen Falle, so sieht man, wie zu erwarten war, die umgekehrten Veränderungen erfolgen,

wie bei von vorneherein einsteigendem Blattstrom: die positive Oberseite wird plötzlich negativ gegen die Unterfläche, so dass der Blattstrom wieder einsteigend wird. Es lässt sich also sagen, dass die untere Blattfläche um so weniger positiv resp. um so mehr negativ erscheint, je längere Zeit seit der letzten Reizung verflossen ist. Der Ruhestrom erscheint daher durchaus abhängig von vorhergehenden Reizungen des Blattes und ist bei einsteigender Richtung in gewissem Sinne als Nachwirkung derselben aufzufassen.

Es ist klar, dass unter diesen Umständen das Studium der Reizerfolge dem der Ruhewirkungen eigentlich vorausgehen muss. Leitet man von der Ober- und Unterfläche eines Blattflügels ab, indem die eine unpolarisirbare Elektrode zwischen den 3 sensitiven Haaren, die andere gerade gegenüber auf der unteren (äusseren) Fläche angelegt wird, und reizt man den anderen Blattflügel mechanisch oder elektrisch, wie dies in beistehender Figur 143 angedeutet ist, so tritt jedesmal eine doppelsinnige Schwankung auf, welche mittels des Capillarelektrometers

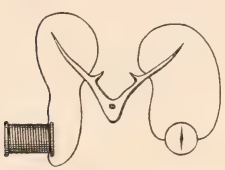


Fig. 143.

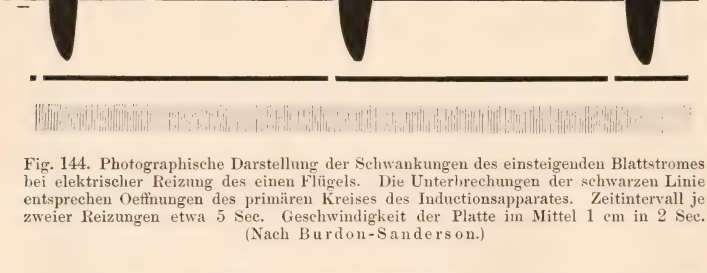


Fig. 144. Photographische Darstellung der Schwankungen des einsteigenden Blattstromes bei elektrischer Reizung des einen Flügels. Die Unterbrechungen der schwarzen Linie entsprechen Oeffnungen des primären Kreises des Inductionsapparates. Zeitintervall je zweier Reizungen etwa 5 Sec. Geschwindigkeit der Platte im Mittel 1 cm in 2 Sec. (Nach Burdon-Sanderson.)

leicht photographisch dargestellt werden kann (Fig. 144). Geht man von dem Falle eines durch vorhergehende Reizung „modificirten" Blattes aus, wo die untere Blattfläche sich bereits positiv zur oberen verhält, so sieht man zunächst kurze Zeit nach der Reizung den Strom sich umkehren, indem die untere Fläche rasch negativ wird; nach ungefähr einer halben Secunde erreicht diese erste Phase ihr Maximum und es beginnt die zweite, etwas längere und gegensinnige Phase, welche aber weniger Kraft hat und in etwa $1^1/_2$ Secunden nach der Reizung ihren grössten Werth erreicht. Sie nimmt, wie die photographische Curve unmittelbar erkennen lässt, nur ganz allmählich ab und verliert sich in die schon erwähnte Nachwirkung, welche durch gesteigerte Positivität der unteren Blattfläche charakterisirt ist, und es bedingt, dass nur bei der ersten Reizung die zweite Phase deutlich ausgeprägt erscheint, während die unmittelbar darauffolgenden nur

einfache, monophasische Schwankungen bedingen. Es ist dann wieder längere Ruhe erforderlich, während deren die Positivität der Unterfläche langsam abnimmt, ehe wieder die zweite Phase deutlich hervortreten kann. Je stärker daher die Positivität der Unterfläche von vorneherein entwickelt ist, desto weniger wird sie durch Reizung des Blattes noch gesteigert werden können, desto deutlicher wird dagegen die primäre, gegensinnige Schwankung sich bemerkbar machen müssen.

Auch an einem nicht „modificirten" Blatte mit aussteigendem (nach Burdon-Sandersons Bezeichnung „absteigendem") Blattstrom ist die der Reizung folgende Schwankung bei Ableitung von gegenüberliegenden Punkten der entgegengesetzten Blattflächen doppelsinnig. Der ersten im Blatt einsteigenden (im ableitenden Bogen aufsteigenden) Phase, welche etwa eine Secunde dauert, und wobei die obere vorher positive Blattfläche plötzlich negativ wird, geht oft noch eine momentane Aenderung in entgegengesetzter Richtung voraus, wie auch in Fig. 145 zu bemerken ist. Auch hier tritt der

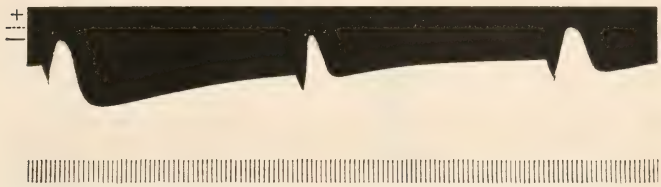


Fig. 145. Photographische Darstellung der Schwankungen des aussteigenden Blattstromes bei Reizung des einen Flügels und Ableitung vom andern (wie bei Fig. 143). 10 Striche der Zeitmarkirung entsprechen 1 Sec. (Nach Burdon-Sanderson.)

gegensinnige (aus- resp. absteigende) „Nacheffect" (die zweite Phase) in Folge des sehr langsamen Abklingens nur bei der ersten Reizung deutlich hervor und bleibt bei der unmittelbar folgenden aus.

Es ergiebt sich aus diesen Beobachtungen vor Allem die wichtige Thatsache, dass das Dionaeablatt unabhängig von der Richtung des „Ruhestromes" sowohl im nicht „modificirten" wie im modificirten Zustande reizbar erscheint, nur kehrt sich pari passu mit der Umkehr des „Ruhestromes" auch die Richtung des galvanischen Reizerfolges um.

Man sieht leicht, dass die durch wiederholte Reizungen zu erzielende „Modification" des Blattstromes lediglich als Nachwirkung der nur sehr langsam abklingenden zweiten Phase der Reizschwankung aufzufassen ist.

Zu genaueren Zeitbestimmungen, sowie zur Messung der elektromotorischen Kraft der Schwankung bediente sich Burdon-Sanderson eines als Rheotom eingerichteten Pendelmyographions, durch dessen Schwingung der Reihe nach 3 Contacte geöffnet wurden, wie dies Fig. 146 zeigt. Durch K_1 wird der reizende Oeffnungsinductionsschlag ausgelöst (0.1" nach Beginn der Schwingung); die Oeffnung von K_2 beseitigt eine Nebenschliessung zum Galvanometer und K_3 endlich öffnet den Boussolkreis definitiv. Der Abstand zwischen K_1 und K_2 sowie zwischen K_2 und K_3 ist variabel zu machen. Auf die Resultate derartiger Versuche wird später noch zurückzukommen sein; hier sei

nur bemerkt, dass Burdon-Sanderson mit Hülfe des Compensationsverfahrens die elektromotorische Kraft der 1. Phase zu etwa 0.08 Dan. bestimmte, während die der 2. 0.82 Dan. nicht überstieg.

Benützt man zur Reizung der einen oder andern Blatthälfte Oeffnungsinductionsschläge, wobei die Elektroden gewöhnlich so, wie es Fig. 143 andeutet, an entgegengesetzten Punkten der beiden Blattflächen, etwa deren Mitte entsprechend, angelegt werden, so müssen die Rollen des Schlittenapparates einander ziemlich weit genähert werden (gew. auf etwa 10 cm), um eine Wirkung zu erzielen. Dabei ist die Richtung des inducirten Stromes keineswegs gleichgiltig, indem eine solche viel früher erfolgt, wenn der Strom von der oberen nach der unteren Fläche fliesst, als im umgekehrten Falle. Dasselbe gilt übrigens auch bei Anwendung von Kettenströmen. Wird ein solcher von mässiger, zu wirksamer Reizung eben genügender Stärke in der Richtung von der Ober- zur Unterseite (einsteigend) quer durch eine Blatthälfte geschickt, so erfolgt bei Ableitung von der anderen, in der Regel nur bei der Schliessung eine Reizschwankung des Blattstromes. Stärkere Ströme (1 Dan. bis 2 Grove) wirken dagegen auch bei der Oeffnung erregend und führen bei langer Schliessungszeit (30″) als sichtbares Zeichen der Dauererregung noch während der Schliessung zur Auslösung einer ganzen Reihe von Schwankungen des Blattstromes, welche sich in unregelmässigen Intervallen folgen.

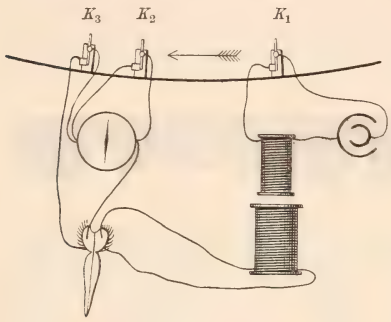


Fig. 146.

In sehr ausgezeichneter Weise lässt sich am Dionaeablatte auch die Thatsache der Reizsummation nachweisen, wenn man Reize (Oeffnungsinductionsschläge) von so geringer Intensität benützt, dass ein einzelner für sich nicht genügt, um einen Erfolg zu bewirken und das Intervall zwischen je 2 Reizen kleiner als 0.4″ macht. Bei 0.5″ wird der Erfolg schon unsicher. Dies gilt übrigens ebensowohl für den mechanischen wie für den galvanischen Reizerfolg.

Der „modificirte“ Zustand des Blattes, wobei, wie schon erwähnt, die Unterfläche sich positiv zur oberen verhält, tritt nicht nur in Folge öfters wiederholter mechanischer oder elektrischer Reizungen, sondern auch als Nachwirkung andauernder Durchströmung mit dem Kettenstrom hervor. Wird ein solcher mittels unpolarisirbarer Elektroden durch einen Blattflügel senkrecht zu dessen Fläche hindurchgeleitet und dienen jene wie unter Umständen auch bei Polarisationsversuchen an Muskeln gleichzeitig als ableitende Bussolelektroden, so beobachtet man, wenn in geeigneter Weise der Bussolkreis sofort nach Oeffnung des Reizkreises geschlossen wird, stets einen einsteigenden, im Blatte von oben nach unten gerichteten Nachstrom, welche Richtung auch immer der polarisirende Strom haben mag. Allerdings erweist sich

aber ein dem Nachstrom gleichgerichteter Reizstrom unter sonst gleichen Umständen viel wirksamer.

Burdon-Sanderson bediente sich bei diesen Versuchen eines eigens zu dem Zweck construirten Rheotoms, das nur 3 Umdrehungen in der Minute machte und daher den polarisirenden Strom in 20 Sec. einmal für $^1/_{10}$—$^4/_{10}$ Sec. schloss; nach einer Uebertragungszeit von $^1/_{10}$″ wurde dann der Bussolkreis für die Dauer von $^1/_{10}$″ geschlossen und der eventuelle Ausschlag beobachtet.

„Wenn der (polarisirende) Strom relativ schwach ist, so nimmt die Nachwirkung allmählich ab und verschwindet in wenigen Secunden, wenn jedoch etwas stärkere Ströme angewendet werden, so verschwindet die Nachwirkung nur theilweise und hinterlässt eine permanente Aenderung (Modification) im elektromotorischen Verhalten des Blattes."

Bei mehrfach in regelmässigen Intervallen von etwa 20″ wiederholter Schliessung des polarisirenden Stromes entwickelt sich der modificirte Zustand sehr rasch und erreicht sehr erhebliche Grade. „Bei einem Blatte war z. B. vor der Durchströmung die untere Fläche der oberen gegenüber negativ (Spannungsunterschied = 140 Compensatorgrade); es reducirten 4 Durchströmungen den Spannungsunterschied auf Null, hiernach wurde die untere Fläche der oberen gegenüber positiv und jede Durchströmung vergrösserte die Wirkung, bis sie 320 Compensatorgrade erreichte." Aehnlich wie an Muskeln secundär elektromotorische Erscheinungen als galvanischer Ausdruck polarer Stromeswirkungen ganz unabhängig von sichtbaren Erregungserscheinungen auftreten, so sah auch Burdon-Sanderson schon so schwache Ströme „modificirend" wirken, dass auf deren Schliessung keine Spur von Erregungsreaction erfolgte. Auch bleibt dann die „Modification" local und wird nicht fortgeleitet, so dass ein Blattflügel oder gar nur ein Theil eines solchen verändert sein kann, ohne dass auch die Umgebung daran Theil nähme. Auch in dieser Beziehung darf an das Verhalten der polaren Nachströme an Muskeln erinnert werden.

Es wird so auch verständlich, dass je nach der Lage der abgeleiteten Punkte auf den entgegengesetzten Flächen eines nur theilweise „modificirten" Blattes die durch eine fortgeleitete Erregung ausgelösten Reizschwankungen sich gerade entgegengesetzt verhalten können, indem jene in dem modificirten Gebiete eine Doppelschwankung mit anderen Zeichen auslöst, wie in dem nicht modificirten (normalen).

Wie oben erwähnt wurde, hatte H. Munk seinerzeit die Behauptung aufgestellt, dass die Lage des Reizortes am Dionaeablatte ohne jede Bedeutung für den Charakter der dadurch ausgelösten elektrischen Schwankung sei und aus diesem Umstande gefolgert, dass sich die Fortpflanzung der dem Reizeffekt (der Bewegung) zu Grunde liegenden Veränderungen so rasch vollziehe, dass dieselben so zu sagen gleichzeitig an allen Punkten beginnen. Die Untersuchungen von Burdon-Sanderson haben gezeigt, dass diese Vorstellung, welche, wenn es sich bei den Reizbewegungen der Pflanzen überhaupt um Etwas handelt, was der Erregung plasmatischer Theile entspricht, von vornherein im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, in der That nicht als zutreffend erweist. Offenbar dürfte unter der Voraussetzung der Richtigkeit der Ansicht von Munk bei symmetrischer Ableitung von der Ober- oder Unterseite beider Blattflügel ein galvanischer Reizerfolg überhaupt nicht hervortreten, auch wenn nur

einseitig gereizt wird (Fig. 147). Das Auftreten einer Schwankung unter diesen Umständen würde sich nur dann erwarten lassen, wenn entweder die Intensität oder das zeitliche Auftreten der Erregung beider Flügel Verschiedenheiten darbieten würde, etwa in gleicher Weise, wie zwischen 2 Muskelpunkten nur dann eine elektrische Spannungsdifferenz entstehen kann, wenn entweder der physiologische Zustand beider abgeleiteter Punkte verschieden ist oder wenn derselbe Zustand sich an beiden Stellen ungleichzeitig entwickelt.

In der That lehrt nun die Erfahrung, dass bei der genannten Art der Ableitung ausnahmslos galvanische Reizwirkungen beobachtet werden, wie dies ein Blick auf die beistehenden Curvenbeispiele, Fig. 148 *a. b*, ohne Weiteres zeigt. Es handelt sich hier um ein Blatt, welches in der Fig. 147 dargestellten Weise von der Unterseite symmetrisch abgeleitet und durch Oeffnungsschläge gereizt wurde. An Stelle der Bussole befand sich ein Capillarelektrometer, dessen Ausschläge photographisch fixirt wurden. Stets wird der direkt gereizte Flügel zuerst negativ, dann positiv gegen den anderen, so dass eine diphasische Schwankung entsteht von ähnlichem Charakter, wie etwa bei Ableitung von zwei Punkten der an sich stromlosen Oberfläche des Herzventrikels. Die gleiche Thatsache lässt sich natürlich auch mittels des Galvanometers unter Anwendung des Rheotomverfahrens nachweisen.

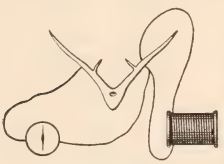


Fig. 147.

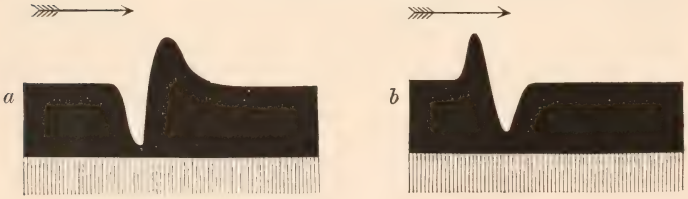


Fig. 148.

Um zu einer befriedigenden Deutung dieses „phasischen Actionsstromes“ zu gelangen, erscheint es natürlich vor Allem wichtig, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung (des Reizeffectes?) im Blattparenchym zu bestimmen.

Um dieses Ziel zu erreichen, bediente sich Burdon-Sanderson des Pendelrheotoms, mittels dessen es leicht gelingt, die Zeit zwischen dem Moment der Reizung und dem ersten Beginn der darauffolgenden elektrischen Schwankung des Blattstromes genau festzustellen. Der letztere wurde wieder wie früher von der Mitte der gegenüberliegenden Flächen eines Blattflügels abgeleitet. Bei einer ersten Versuchsreihe wurden nun die Reizelektroden beiderseits von der einen ableitenden Elektrode an der Blattoberfläche angelegt, so dass eine sie verbindende gerade Linie durch die Ableitungsstelle führte. Dabei ergab sich, dass die erste merkliche Spur der 1. Phase der Reizschwankung im Mittel 0,041″ nach dem Moment der Reizung hervortritt. Braucht nun die Erregung

Zeit zu ihrer Fortpflanzung, so ist klar, dass bei unveränderter Lage der ableitenden Elektroden das „Latenzstadium" merklich grösser ausfallen muss, wenn die Reizung an dem andern nicht abgeleiteten Blattflügel erfolgt. In der That zeigte sich dies bei den Versuchen Burdon-Sandersons, indem dann das Intervall zwischen Reizung und Beginn der Schwankung im Mittel auf 0,073″ stieg. Hieraus ergiebt sich, wenn man den Abstand der beiden nacheinander gereizten Stellen zu 6 mm rechnet, eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von etwa 200 mm in der Secunde (bei einer Temperatur von 30—32° C. in wasserdampfgesättigter Luft). Man hätte vielleicht eine noch auffallendere Verschiedenheit der Latenzstadien in beiden Fällen erwarten können unter der Voraussetzung, dass wie auch beim Muskel an der Reizstelle selbst eine wirkliche Latenzzeit des galvanischen Reizerfolges fehlt. Indessen dürften der einwandfreien Ausführung eines solchen Versuches, bei welchem Reiz- und Ableitungsstelle völlig zusammenfallen, kaum überwindliche Schwierigkeiten entgegenstehen, unter denen nicht die geringste jene sein wird, wirklich den allerersten Anfang der Schwankung zeitlich mit hinreichender Genauigkeit zu bestimmen.

Gegen die Annahme von Burdon-Sanderson, dass die elektrische Schwankung mit dem ersten Anfang des Erregungsprocesses zeitlich nicht zusammenfällt, möchten wohl dieselben Gründe geltend zu machen sein, welche schon bei Erörterung der Beziehungen zwischen Reiz- und Contractionswelle des Muskels hervorgehoben wurden. Ist die galvanische Veränderung wirklich der Ausdruck der durch den Reiz gesetzten chemischen, so muss sie auch gleichzeitig mit dieser, d. h. im Momente der Einwirkung des Reizes, beginnen.

Auf Grund aller mitgetheilten Erfahrungen kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass die primäre Phase der Reizschwankung als eine Begleiterscheinung und unmittelbare Folge der Erregung des Protoplasmas der reizbaren Blattparenchymzellen anzusehen ist, als eine Erscheinung durchaus vergleichbar den galvanischen Folgewirkungen der Erregung irritabler thierischer Gebilde, der negativen Schwankung der Muskel, Nerven oder Drüsenströme; man darf daher erwarten, dass auch die zeitlichen Beziehungen zwischen den galvanischen und mechanischen Reizerfolgen beim Dionaeablatt ähnliche sein werden, wie beim Muskel, wobei allerdings die principielle Verschiedenheit der Bewegungsursache in beiden Fällen wohl zu berücksichtigen bleibt. Zunächst ergiebt sich aus dem Vorstehenden unmittelbar, dass die Reizschwankungen des „Ruhestromes" von grob wahrnehmbaren Bewegungen der Blattflügel gänzlich unabhängig sind und sich sowohl am fixirten offenen wie am gänzlich geschlossenen Blatte nachweisen lassen. Dabei bleibt freilich, wie Burdon-Sanderson richtig bemerkt, zu erwägen, „ob die interstitielle Bewegung der (bei der Reizung aus den Zellen austretenden) Flüssigkeit, welche in allen reizbaren Pflanzenorganen die bewirkende Ursache der Formänderung ist, nicht beginnen kann, ohne sich durch irgend eine Veränderung in der Curvatur des Flügels zu zeigen, wie fein die Beobachtungsmittel auch sein mögen". Es würde dies unter der Voraussetzung anzunehmen sein, dass jede Reizung, welche überhaupt eine elektrische Veränderung veranlasst, auch immer schon einen merklichen Wasseraustritt aus den gereizten Zellen verursacht. Dass ferner zwischen dem Moment der Reizung und der

darauffolgenden Schliessung des Dionaeablattes eine merkliche Zeit verfliesst, lässt sich in der Regel leicht durch die unmittelbare Beobachtung constatiren, da bei nicht zu hoher Temperatur das mechanische Latenzstadium so zu sagen makroskopisch ist und beispielsweise bei 20° C. ungefähr 1″ beträgt. Unter allen Umständen geht die elektrische Schwankung der Reizbewegung lange voraus. Zur genaueren Untersuchung bediente sich Burdon-Sanderson zweier verschiedener Methoden. Im einen Falle „wird ein leichter Strohhebel an zwei der Randstacheln eines Blattflügels gekittet, während der gegenüberliegende Flügel an einem Träger befestigt wird. Der so befestigte Flügel wird mechanisch auf eine solche Weise gereizt, dass die Zeit des reizenden Stosses auf eine sich horizontal bewegende, berusste Glasfläche unterhalb der von dem Strohhebel markirten Curve aufgezeichnet wird".

Bei der zweiten Methode wird das Blatt auf dieselbe Weise befestigt — aber ein kleiner Spiegel an die untere Fläche des beweglichen Flügels gekittet, mittels dessen das Bild eines horizontalen Spaltes auf eine verticale Scala geworfen wird, welche so angeordnet ist, dass die Hebelbewegung des Flügels genau gemessen werden kann.

Es stellte sich heraus, dass bei einer Temperatur von 15—20° C. die einer einmaligen, hinreichend kräftigen Reizung folgende Schliessbewegung des Blattflügels etwa 5—6″ dauert und derart verläuft, dass sie anfangs rasch und dann mit abnehmender Geschwindigkeit erfolgt.

Bei wiederholten, an sich sehr schwachen mechanischen Reizen (zarte Berührung eines der sensitiven Haare), von denen jeder einzelne nicht zu völliger Schliessung des Blattes führt, beobachtete Burdon-Sanderson eine Erscheinung, welche in gewisser Hinsicht an die „Treppe" bei directer Muskelreizung erinnert, indem der mechanische Effekt der Bewegung bei jeder folgenden Reizung grösser war als bei der vorhergehenden. Man wird dieses Verhalten mit Burdon-Sanderson aber wohl nur dem Umstande zuschreiben müssen, dass der durch den Turgor der Zellen der Blattoberseite bedingte Widerstand für die Schliessbewegung mit jeder neuen Reizung sich vermindert. „Der Betrag jeder durch Reizung veranlassten Verminderung des Widerstandes wächst mit jeder Wiederholung der Reizung, bis am Ende das Blatt zusammenklappt."

Man darf mit Bestimmtheit annehmen, dass galvanische Reizwirkungen ganz ähnlicher Art, wie beim Dionaeablatte, auch an den Gelenkpolstern der nicht minder reizbaren Mimosenblätter nachweisbar sein werden. Leider liegen aber bisher nur wenige Beobachtungen vor. Kunkel, welcher, wie schon erwähnt, bei der von ihm benützten Ableitungsmethode einen auffallend starken „Ruhestrom" am Wulste des primären Blattstieles fand, indem sich der Stachel positiv zum oberen Umfang des Gelenkpolsters verhält, beobachtete mittels des Capillarelektrometers eine aus mehreren alternirend gerichteten Oscillationen bestehende Schwankung dieses Stromes in dem Momente, wo durch Berühren der reizbarsten Stelle des unteren Umfanges des Blattstielwulstes die Bewegung des Blattstieles nach unten beginnt.

Zuerst kommt ein rasch verlaufender kleiner Vorschlag, dem unmittelbar ein meist viel bedeutenderer, entgegengesetzt gerichteter Ausschlag folgt. Von der äussersten Grenze dieses letzteren kehrt die Quecksilbersäule langsam wieder zurück und erreicht entweder ihre

Ruhestellung oder zeigt noch mehrere kleinere und immer länger gezogene Oscillationen.

Die Schwierigkeiten einer Deutung dieser komplicirten Reizschwankungen auf Grund seiner Theorie hat Kunkel sehr wohl eingesehen und erklärt sich „nicht entfernt im Stande", dieselben „auf einzelne Phasen prävalirender Wasserverschiebung zurückzuführen". Den ersten raschen negativen Vorschlag möchte er auf „Alterationen" des Protoplasma beziehen, welche die durch das Anlegen der feuchten Elektroden verursachten und dem Ruhestrom zu Grunde liegenden Diffusionsvorgänge stören. Der grosse positive Ausschlag ist ihm dagegen „der Ausdruck der grossartigen Wasserverschiebungen, die die Bewegung des ganzen Blattes zur Folge haben; der (negative) Rückschlag entspricht der Restitution des Organes zum früheren Zustand. Dabei ist aber zu berücksichtigen, dass, wie auch schon Kunkel bemerkte, bei Mimosa gerade wie bei Dionaea elektrische Schwankungen auch dann noch beobachtet werden, wenn nach wiederholten Reizungen keine merklichen Bewegungen des Blattes mehr erfolgen und daher wohl auch von irgend erheblichen Wasserverschiebungen kaum die Rede sein kann.

Versucht man es, sich auf Grund der mitgetheilten Erfahrungen am Dionaeablatte eine Vorstellung zu bilden, hinsichtlich der etwa möglichen Ursachen der Spannungsdifferenzen im „ruhenden" Zustande und bei künstlicher Reizung, so ist vor Allem klar, dass dieselben Principien, welche wir früher für das Auftreten von „Zellströmen" als maassgebend angenommen haben, in gleicher Weise für die pflanzliche wie für die thierische Zelle gelten müssen. Es fragt sich nur, ob wir berechtigt sind, in dem hier vorliegenden Falle, wie bei den ein- und mehrzelligen thierischen Drüsen, die einzelne Zelle für sich als elektromotorisch wirksam zu betrachten oder ihr diese Eigenschaft nur im Zusammenhange mit andern, ungleichartigen Elementen zuzuerkennen, ob es sich mit anderen Worten um elektromotorisch wirkende Zellen oder Zellcomplexe handelt. Munk hat bekanntlich eine Theorie zu entwickeln versucht, welcher die erstere Vorstellung zu Grunde lag. Freilich in wesentlich anderem Sinne, wie etwa die einzelne Schleimzelle als elektromotorisch wirksam zu betrachten ist. Er dachte sich, wie schon erwähnt, dass die Pole jeder Zelle gegen die Mitte sich positiv verhalten und dass infolge einer Reizung der Spannungsunterschied zwischen den Polen und der negativen Aequatorzone entweder abnimmt (und dies sollte in den oberen Parenchymschichten der Fall sein) oder zunimmt (in den Zellen der Unterseite). Da in dem Bau der betreffenden Zellen nicht der geringste Anlass für eine derartige, völlig willkürliche Hypothese gegeben ist, und die Theorie ausserdem nicht im Stande ist, die von Burdon-Sanderson entdeckten regelmässigen Spannungsdifferenzen zwischen Ober- und Unterseite zu erklären, so bliebe höchstens noch die kaum minder willkürliche Annahme einer stetigen (chemischen) Verschiedenheit und dadurch bedingten elektrischen Differenz zwischen der oberen und unteren Hälfte jeder Parenchymzelle der Blattoberseite übrig, etwa vergleichbar der Spannungsdifferenz zwischen dem freien Ende und der Basis von Schleimzellen. Man sieht leicht, dass auch für eine derartige Vorstellung der Bau und die Anordnung der einzelnen Zellen in keiner Weise spricht. Vielmehr wird man es mit Burdon-Sanderson wohl zweifellos für das Wahrscheinlichste halten müssen, dass die

Oberfläche einer einzelnen Zelle für sich betrachtet in jedem Zustand isoelektrisch ist. Es bedarf ferner kaum der besonderen Erwähnung, dass auch aus der blossen Berührung zweier von Cellulosehüllen umschlossener und daher völlig von einander getrennter Plasmakörper ein Strom auch dann nicht resultiren würde, wenn der eine in allen seinen Theilen gleichmässig im Verhältniss zum andern verändert wäre. Es würde dies ebensowenig der Fall sein, wie ein Muskelstrom entsteht, wenn etwa eine in allen Punkten gleichstark erregte Muskelfaser mit einer andern im Ruhezustand befindlichen in Berührung gebracht würde. Sind aber die Plasmakörper benachbarter Zellen durch Fortsätze irgendwie mit einander direct verbunden und so im physiologischen Sinne ein Ganzes bildend, besteht mit anderen Worten Continuität der Substanz, so wird stets ein ableitbarer Strom vorhanden sein müssen, wenn innerhalb der Plasmamasse des Zellaggregates Verschiedenheiten des Chemismus entstehen.

Durch zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre darf es nun in der That als festgestellt gelten, dass in sehr vielen Fällen und vielleicht sogar ganz allgemein die Plasmakörper der Pflanzenzellen durch ihre Cellulosehüllen hindurch mittels zarter Fortsätze miteinander in unmittelbarem Zusammenhang stehen, wie dies ja auch bei vielen thierischen Geweben der Fall ist. Darf man dies auch für die Zellen des Dionaeablattes annehmen (für die Zellen der reizbaren Gelenkwülste bei Mimosa haben Gardiner und Haberlandt ein solches Verhalten direkt nachgewiesen) und besteht demgemäss Continuität zwischen dem reizbaren Plasma der oberen und dem nicht reizbaren der unteren Parenchymzellen, so würden sich alle bisher geschilderten elektrischen Erscheinungen auf Spannungsdifferenzen zurückführen lassen zwischen den sich nicht nur berührenden, sondern in direkter plasmatischer Verbindung stehenden, in verschiedenen und wechselnden physiologischen Zuständen befindlichen oberen und unteren Zellen.

Von diesem Gesichtspunkte aus wäre es gewiss nicht ohne Interesse auch noch in anderen Fällen das elektromotorische Verhalten pflanzlicher Organe zu prüfen, wenn sich chemische Differenzen zwischen verschiedenen Zellschichten von vorne herein vermuthen lassen, wie z. B. in zahlreichen Fällen, wo es sich um dauernde Unterschiede im Turgor handelt (springende Früchte, Bewegungsorgane der Bohne etc.).

Auch drüsige Pflanzentheile dürften geeignete Objecte bilden, wenigstens fand ich bei mehreren Drosera-Arten bei Ableitung vom Stengel einerseits und der mit kleinen Drüsen dicht besetzten Blattoberfläche anderseits sehr beträchtliche Spannungsdifferenzen.

Ueber das eigentliche Wesen der physiologischen Zustandsänderungen, welche am reizbaren Dionaeablatt oder am Stengelwulst von Mimosa den galvanischen Reizwirkungen zu Grunde liegen, dürfte es zur Zeit ebensowenig möglich sein, sich mit Bestimmtheit zu äussern, wie etwa bezüglich der elektromotorischen Wirkungen thierischer Schleimzellen. Doch lassen sich die weitgehenden Analogien der Erscheinungen in beiden Fällen kaum verkennen, wie auch Prof. Burdon-Sanderson hervorhebt, der die grosse Liebenswürdigkeit hatte, mich noch besonders auf diesen Punkt hinzuweisen. Wie an der Froschzunge haben wir es auch beim Dionaeablatt mit einem „Ruhestrom“ zu thun, dessen Zeichen je nach Umständen wechseln kann und dessen innige Beziehungen zu den galvanischen Reizerfolgen stets und

unverkennbar hervortreten. In beiden Fällen besteht ferner der Reizerfolg in einer häufig doppelsinnigen Schwankung, deren Zeichen durchaus von dem jeweiligen Zustand des Organes abhängt. Burdon-Sanderson hält es demgemäss auch nicht für unwahrscheinlich, dass wie bei der thierischen Schleimhaut, so auch am Dionaeablatt der jeweils nach aussen ableitbare Strom die Resultirende aus zwei antagonistischen, sich im Plasma der Zellen abspielenden, chemischen Processen ist, die, stets gleichzeitig vorhanden, zur Entwicklung gegensinniger Spannungen führen und deren einer die Plasmahaut für Wasser permeabel macht.

LITERATUR.

1. **H. Buff,** Annalen d. Chemie u. Pharmacie. 89. 1854. p. 76 ff.
2. **Th. Jürgensen,** Stud. d. physiolog. Inst. zu Breslau. I. Heft. 1861.
3. **L. Hermann,** Pflügers Arch. 4. Bd. p. 155 und 27. Bd. 1882. p. 288. Anmerkung.
   J. Müller-Hettlingen, Pflügers Arch. 31. 1881. p. 193.
4. **J. Kunkel,** Pflügers Arch. 25. Bd. p. 342 und Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg. II. p. 1.
5. **Otto Haake,** Flora. 1892. p. 454 ff.
6. **Burdon-Sanderson,** a) Report of the XLIII. Meeting of the British Assoc. at Bradford 1873. London 1874. Tr. of the Sect. p. 133.
   b) Proceedings of the Royal Society. Vol. XXI. Nr. 147. 1873. p. 495.
   c) Centralbl. f. med. Wiss. 1873. Nr. 53. p. 833.
   d) Nature. Vol. X. Nr. 241 u. 242. p. 105 u. 127. 1874.
7. **H. Munk,** Archiv f. Anat. u. Physiol. 1876. p. 30 ff.
8. **F. Kurtz,** Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. p. 1 ff.
9. **Darwin,** Insektenfressende Pflanzen.
10. **E. Brücke,** Vorlesungen über Physiologie.
11. **Haberlandt,** Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.
12. **Dutrochet,** Recherches anatom. et physiol. sur la structure intime des animaux et des vegetaux. 1824.
13. **Meyen,** Neues System der Pflanzenphysiologie. 1839. III. Bd. p. 316.
14. **Sachs,** Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. p. 482.
15. **Pfeffer,** Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik. IX. Bd. 1873. p. 308.
16. **Batalin,** Flora. 1877.
17. **Burdon-Sanderson,** Philos. Transact. 1882. I. Vol. 173. p. 8.
    Philos. Transact. 1888. Vol. 179.
    Biolog. Centralbl. II. 1882/83. p. 481.
    Biolog. Centralbl. IX. 1889/90. p. 1.

G. Die Nerven und ihre physiologische Function.

I. Bau und Structur der Nervenfasern.

Nicht minder innig wie beim Muskel hängen auch beim Nerven die Function und die wesentlichsten physiologischen Eigenschaften mit der feineren Structur der einzelnen Elemente zusammen, so dass es hier wie dort geboten erscheint, das Wichtigste hierüber vorauszuschicken. Ich werde mich hierbei bloss auf die leitenden Theile, die Nervenfasern, beschränken, da alle unsere bisherigen Erfahrungen über elektrische Erregung und elektromotorische Wirkungen sich fast ausschliesslich auf diese beziehen. Das Nervensystem ist allein den Thieren eigenthümlich, und zwar auch hier nur den entwickelteren Metazoën. Den Pflanzen, einzelligen Thieren und niedersten Metazoën fehlen Nerven vollkommen und wenn in einzelnen Fällen (wie bei den Reizbewegungen mancher Pflanzen) Wirkungen beobachtet werden, welche an durch Nerven vermittelte thierische Lebenserscheinungen erinnern, so lässt sich jederzeit leicht zeigen, dass die Aehnlichkeit doch nur eine mehr äusserliche ist.

Im thierischen Organismus wird bekanntlich der Wechselverkehr zwischen entfernten Organen oder Organbezirken im Allgemeinen auf zweierlei Weise vermittelt: erstlich durch die Bewegung der Ernährungsflüssigkeit und dann durch das Nervensystem. Man kann sagen, dass die erstere den trägeren Verkehr besorgt; Stoffe, welche in dem einen Organ bereitet oder aufgenommen worden sind, werden weitergeführt, um entweder nutzbringend verwerthet oder andernfalls ausgeschieden zu werden. Diesem trägen Verkehr steht der äusserst rasche zwischen den entferntesten Theilen durch die Nerven gegenüber. Man hat oft und in ganz entsprechender Weise die Thätigkeit des Nervensystems mit der Wirkung eines Telegraphennetzes verglichen, und wenn man sich dabei nur gegenwärtig hält, dass das, was in den Nerven fortgepflanzt wird, sicher nicht Elektrizität ist, so bietet der Vergleich immerhin ein anschauliches Bild. Gerade in Bezug auf den letzterwähnten Punkt hatte man sich jedoch schon vor der Entdeckung

der Grundphänomene der Elektrophysiologie sehr übertriebenen Vorstellungen zugewendet und stets gehofft, das Wesentliche der Nerventhätigkeit in elektrischen Phänomenen zu finden. Wie beim Muskel haben sich diese Hoffnungen auch beim Nerven nicht oder wenigstens nicht in dem ursprünglich erwarteten Sinne erfüllt, und wenn auch noch neuerdings der misslungene Versuch gemacht wurde, die alte Lehre von der Identität des Nervenprincipes mit strömender Elektrizität wieder zu beleben (Albrecht 1), so kann doch ernstlich nicht davon die Rede sein. Vielmehr müssen wie beim Muskel auch die elektromotorischen Wirkungen der Nerven als Begleiterscheinungen chemischer Processe aufgefasst werden und wie dort ist ihre eigentliche Bedeutung noch nicht genügend klargestellt. Stets setzt sich das Nervensystem zusammen aus zelligen Elementen (Ganglien oder Nervenzellen) und Fasern, welche als Fortsätze der ersteren aufzufassen sind, so dass je eine Zelle mit der zugehörigen Faser zusammen eine anatomische und physiologische Einheit bildet. („Neuron" Waldeyer, „Neurodendron", Nervenbäumchen Kölliker.) Bei ihrem ersten Auftreten sowohl in phylogenetischer wie ontogenetischer Entwicklung stellen die Nervenfasern blasse, mehr oder weniger lange faserige Gebilde dar, die stets aus besonderen Zellkörpern (Ganglienzellen) entspringend, entweder verzweigt oder unverzweigt zu peripheren Endorganen hintreten oder auch verschiedene Ganglienzellen untereinander in Beziehung setzen. Während bei den niedersten Thierformen dieser Zustand ein dauernder ist, tritt derselbe bei höheren Thieren nur vorübergehend während der Entwicklung auf, indem sich später, wenigstens streckenweise, verschiedene Hüllen den ursprünglich nackten Fasern hinzugesellen, wodurch sich der Bau der einzelnen Nervenfasern unter Umständen äusserst complicirt gestaltet. Nach der sehr wechselnden Beschaffenheit dieser Hüllen oder Scheiden pflegt man verschiedene Gruppen von Nervenfasern zu unterscheiden, von denen hier zunächst als besonders charakteristisch die markhaltigen und marklosen Fasern genannt seien. Die ersteren setzen fast ausschliesslich das Nervensystem der Wirbelthiere zusammen, während die letzteren vorwiegend Wirbellosen, sowie den niedersten Wirbelthieren zukommen.

Es ergiebt sich hieraus unmittelbar die wichtige Folgerung, dass der functionell allein wesentliche Bestandtheil einer Nervenfaser die Substanz des Zellfortsatzes ist, den man mit Bezug auf die so häufige Umhüllung mit wohl hauptsächlich dem Schutze dienenden Scheiden als „Axencylinder" zu bezeichnen pflegt. Wir werden daher im Folgenden unter „Nervenfaser" stets nur einen einzelnen, als Ausläufer einer centralen oder peripheren Ganglienzelle oder als Zweig eines solchen zu erweisenden Axencylinder verstehen, ohne Rücksicht darauf, ob ein solcher für sich allein nackt oder in einer Scheide eingeschlossen verläuft, oder ob eine und dieselbe Scheide mehrere oder viele Axencylinder umschliesst. Dieses letztere Verhalten findet man besonders häufig bei verschiedenen wirbellosen Thieren. So enthalten beispielsweise die Rüsselnerven mancher Nemertinen innerhalb einer ziemlich dicken, bindegewebigen, kernführenden Scheide ein ganzes Bündel feinster Axencylinder, deren jeder aus einer Nervenzelle entspringt (2). Bei flüchtiger Untersuchung von Präparaten, welche intra vitam mit Methylenblau gefärbt wurden, könnte man ein derartiges Faserbündel ganz wohl für eine einzelne

Nervenfaser mit einem Axencylinder und dicker Scheide ansehen; doch lehrt die genauere Untersuchung stets die Zusammensetzung des centralen Stranges aus feinsten, intensiv gefärbten Fäserchen erkennen, über deren Natur und Bedeutung ihr Zusammenhang mit je einer Nervenzelle keinen Zweifel lässt (Fig. 149). Als Nervenfasern sind daher in diesem Falle nur jene feinen, fibrillenähnlichen Fäserchen zu bezeichnen, welche von dem Centralbündel des ganzen Nervenstämmchens abzweigend zu peripheren Endorganen hinziehen. Während in dem angeführten Beispiel die Caliberverhältnisse der einzelnen zu einem Bündel vereinigten Axencylinder ziemlich gleichartige sind, herrscht in dieser Beziehung in andern Fällen oft eine ausserordentliche Verschiedenheit. So sieht man namentlich bei Insekten und Crustaceen innerhalb einer und derselben Scheide oft sehr breite bandförmige und äusserst schmale fibrillenähnliche Axencylinder nebeneinander verlaufen

Fig. 149. Abschnitt eines Rüsselnerven von Amphiporus marmoratus mit paarigen Zellen. (Methylenblau-Präparat nach O. Bürger.)

und zwar nicht nur in grösseren Nervenstämmchen, sondern auch in den feineren und feinsten Endzweigen, deren Caliber ganz wohl berechtigen würde, sie an sich als Nervenfasern zu bezeichnen. Allein gerade an den so ausserordentlich reich verzweigten Muskelnerven der Arthropoden, wie sie beispielsweise beim Krebs seit lange bekannt sind, lässt sich mit Leichtigkeit zeigen, dass, abgesehen von der Zahl der innerhalb einer bindegewebigen Scheide verlaufenden Axencylinder, ein wesentlicher Unterschied im Aufbau der gröberen wie der feinsten Nervenverzweigungen nicht besteht. So wenig daher die ersteren als Nervenfasern bezeichnet werden können, sondern nur als Bündel von solchen aufzufassen sind, so wenig gilt dies auch für die letzteren. Wir sehen uns daher auch hier veranlasst, ungeachtet des Umstandes, dass oft noch in den allerfeinsten Nervenverzweigungen, ja in den Endverästelungen selbst, mehrere Axencylinder von gemeinsamer Scheide umschlossen erscheinen, doch nur jedem der letzteren für sich den morphologischen Werth einer Nervenfaser zuzuerkennen. Es geht hieraus unmittelbar hervor, dass die oft äusserst mächtig entwickelte, bindegewebige Hülle der feinsten Nervenzweige der Wirbellosen nicht etwa als Analogon der „Schwann'schen Scheide" wird bezeichnet werden können, sondern vielmehr dem Bindegewebe (Endo-Perineurium der Autoren) zu vergleichen ist, welches bei Wirbelthieren die noch mit besonderen Scheiden umhüllten Axencylinder zu Primitivfaserbündeln oder Nervenstämmchen vereinigt. Als Schwann'sche Scheide ist dagegen nur jene homogene, zarte, kernführende Hülle zu bezeichnen, welche bei Wirbelthieren und bisweilen auch bei Wirbellosen periphere markhaltige und marklose Axencylinder streckenweise umkleidet.

Bei den Muskelnerven des Krebses zeigt die Nervenscheide sowohl grösserer Stämmchen wie an den Stellen, wo Axencylinder einzeln verlaufen, schon im frischen Zustande, besonders aber nach Goldbehandlung einen überaus deutlich geschichteten Bau, und es erinnert stellenweise das Bild der sehr mächtig entwickelten, reichlich mit Kernen durchsetzten Bindegewebshülle an die Kapsel der Pacinischen Körperchen (Fig. 150). Eine ähnliche concentrische Schichtung zeigt die Nervenscheide auch bei manchen Orthopteren (Heuschrecken). In andern Fällen (bei vielen Insekten) dagegen erscheint die Substanz, innerhalb deren die Axencylinder eingebettet sind, feingranulirt, plasmaähnlich (3).

Das geschilderte Verhältniss zwischen den Nervenfasern (Axencylindern) wirbelloser Thiere und ihrer Umhüllung lässt sich nur dann in aller Schärfe feststellen, wenn die ersteren in geeigneter Weise gefärbt hervortreten. Die seit Cohnheim zu diesem Zwecke so vielfach benützte Goldmethode wird insbesondere bei wirbellosen Thieren durch die von Ehrlich eingeführte vitale Methylenblaufärbung bei Weitem übertroffen. Soweit ich mich habe überzeugen können, besitzen die feineren und feinsten Axencylinder der Nerven wirbelloser Thiere

Fig. 150. Isolirtes Muskelnervenstämmchen aus dem Oeffnungsmuskel der Krebsscheere (Gold-Ameisensäure-Präparat).

innerhalb der gemeinsamen Nervenscheide keine besondere, jedem einzeln für sich zugehörige Umhüllung, es sei denn, dass man als solche bei den Muskelnerven des Krebses die in der nächsten Nähe jedes Axencylinders in einem Stämmchen sich dichter zusammendrängenden Bindegewebsschichten bezeichnen wollte. Im Allgemeinen handelt es sich daher bei den Wirbellosen um nackte Axencylinder innerhalb einer gemeinsamen bindegewebigen Umhüllung oder Grundmasse, die auch in dem Falle mit den specifischen Scheiden der Nervenfasern höherer Thiere vom histologischen Standpunkte aus nicht verwechselt werden darf, wenn sie einen einzeln verlaufenden Axencylinder umkleidet. Bei Wirbelthieren kommen ähnliche, derbere bindegewebige Hüllen einzelner Axencylinder nur ganz ausnahmsweise vor.

So zeigen die Nervenfasern des elektrischen Organes von Torpedo ziemlich dicke Scheiden und in extremster Weise entwickelt findet sich eine geschichtete, aus vielen in einander geschachtelten concentrischen Blättern gebildete Hülle bei jeder der beiden zu dem elektrischen Organ des Zitterwelses (Malopterurus) hinziehenden Riesennervenfasern, welche die Dicke einer Stricknadel erreichen und doch nur je eine markhaltige Primitivfaser enthalten.

Als „specifische“ Nervenfaserscheiden sind nur die Schwann'sche sowie die Markscheide anzusehen. Wie schon erwähnt, kommt eine ächte Schwann'sche Scheide den Nervenfasern der Wirbellosen nur ausnahmsweise zu und wie es scheint, nur in solchen Fällen, wo es sich um relativ breite Axencylinder handelt. So finden sich fast in allen nicht zu feinen Nervenstämmchen des Krebses neben zahlreichen sehr dünnen Axencylindern, welche niemals eine besondere Scheide erkennen lassen, andere von viel grösserem Durchmesser, die bei Behandlung mit Methylenblau meist einen blasseren Farbenton annehmen und im Sinne von Remak einen deutlich „röhrenförmigen“ Bau besitzen, indem sie aus einer sehr zarten, scheinbar structurlosen, kernführenden Hülle und einem Inhalt (dem eigentlichen Axencylinder) bestehen, auf dessen feinere Structur wir noch zurückkommen.

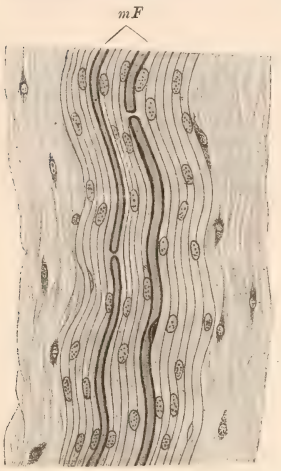


Fig. 151. Stück aus dem Grenzstrang des Nervus sympathicus des Menschen fixirt mit Osmiumsäure. In einem Bündel Remak'scher Fasern liegen zwei markhaltige Fasern (*mF*). Aussen Epineuralscheide.
(Nach Schiefferdecker.)

Mit den geschilderten Bauverhältnissen der Nerven wirbelloser Thiere besitzen in mancher Beziehung jene feinen Nervenstämmchen Aehnlichkeit, welche zunächst im sympathischen System der Wirbelthiere vorkommen und innerhalb einer starken, bindegewebigen Nervenscheide (Epineuralscheide) ein Bündel von marklosen Nervenfasern (Axencylindern) enthalten (graue Remak'sche Fasern) (Fig. 151). Isolirt stellt sich jede derselben als ein durchsichtiges, meist etwas plattes und im frischen Zustande homogenes oder zart längsstreifiges Band dar, an dem man von Strecke zu Strecke länglich ovale Kerne bemerkt. Von M. Schultze seinerzeit als Axencylinder mit Schwann'scher Scheide gedeutet, wurden die Remak'schen Fasern in der Folge sehr verschieden aufgefasst; nachdem anfangs ihre nervöse Natur überhaupt angezweifelt worden war, schlossen sich später die Meisten der Ansicht M. Schultze's an. Schon Remak war es aufgefallen, dass die, wie er meint, nackten, „an der Oberfläche fast immer längsgestreiften“ Fasern ausserordentlich leicht in „zarteste Fäden“ zerfallen, und in der That ist nichts leichter, als sich hiervon an geeigneten Präparaten, wie z. B. den Milznerven von Wiederkäuern, zu überzeugen. Kölliker und mit ihm Schiefferdecker (4) fassen dagegen jede Remak'sche Faser als ein „Bündel von feinen Axencylindern auf, umgeben von einer mehr oder weniger vollständigen Schwann'schen Scheide“. Für eine richtige Beurtheilung können aber auch in diesem Falle wieder nur lediglich die Ursprungsverhältnisse der betreffenden Fasern maassgebend sein. Wenn sich nachweisen lässt, dass eine „Remak'sche Faser“ als solche, nicht aber die einzelnen „Elementarfibrillen“ als

selbständige Zellfortsätze entspringen, so kann meines Erachtens nicht daran gezweifelt werden, dass die ersteren als einzelne Axencylinder (Nervenfasern), nicht aber als Bündel von solchen aufgefasst werden müssen. Es ist nun in der That seit lange bekannt, dass von den mit einer vollständigen Schwann'schen Scheide umhüllten sympathischen Ganglienzellen breite Ausläufer entspringen, welche, umgeben von einem Fortsatz der Zellscheide durchaus den Charakter der Remak'schen Fasern zeigen. Dazu kommt noch, dass diese letzteren im weiteren Verlaufe, ungeachtet der zuerst von Ranvier erkannten Unvollständigkeit der zelligen Scheide, sich jederzeit als besondere Structurelemente geltend machen, die sich ähnlich den markhaltigen Nervenfasern leicht voneinander isoliren lassen, während die Elementarfibrillen („Remak'sche Fibrillen" Köllikers) viel fester aneinander haften und nur streckenweise isolirt werden können. Das Vorhandensein derselben lässt sich aber immer leicht sowohl an Zupfpräparaten, wie auch besonders an Querschnitten grösserer, Remak'sche Fasern enthaltender Nervenstämmchen (Milznerven vom Rind) nachweisen.

Einen ähnlichen Bau, wie die Remak'schen Fasern, besitzen auch die Elemente des Nervus olfactorius. Wie man durch die Untersuchungen von M. Schultze weiss, besteht die periphere Ausbreitung desselben bei allen Wirbelthieren aus marklosen Elementen, welche beispielsweise beim Hecht scharf abgegrenzt und von einer ziemlich dicken structurlosen Scheide umgeben sind, welche M. Schultze als Schwann'sche Scheide auffasste. Im Querschnitt erscheinen die einzelnen, etwa 10—40 μ dicken „Fasern" rundlich oder durch gegenseitige Abplattung polygonal. Der Inhalt der Scheide zeigt schon im frischen Zustande eine wenngleich etwas verwaschene Längsstreifung. Nach längerer Maceration in 0,04 % Chromsäure oder 0,4—0,6 % Lösung von chromsaurem Kali konnte nun Schultze aus dem Inhalt der „Nervenfasern" zweierlei Bestandtheile isoliren: zahllose äusserst feine Fibrillen und eine feinkörnige Masse, „von der es schwer zu sagen ist, ob sie den Fäserchen selbst angehört oder zwischen denselben liegt". Damit war der Bau der Olfactoriusfasern im Wesentlichen gekennzeichnet, zugleich aber schien hier zum erstenmal eine fibrilläre Structur der Nervenfasern erwiesen zu sein, wodurch bekanntlich der Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen M. Schultze's gegeben war, in denen er die Lehre von der fibrillären Structur für alle Nervenfasern durchführte und begründete. Indem er auch den Axencylinder markhaltiger Nerven als ein Bündel feinster Fibrillen mit körniger, interfibrillärer Substanz betrachtete, setzte er denselben dem Inhalt der im Olfactorius gefundenen faserigen Elemente gleich und definirte diese demnach als „Achsencylinder mit Schwann'scher Scheide".

Gegen diese Auffassung M. Schultze's machte bereits Babuchin Einwände geltend, indem er betont, dass die von Schultze aus dem Olfactorius isolirten, umscheideten „Nervenfasern" keineswegs mit Remak'schen Fasern so ohne Weiteres verglichen werden dürfen. Wenn dieser Vergleich bei manchen Thieren zutreffend zu sein scheint, so lässt sich doch in anderen Fällen zeigen, dass die angebliche Schwann'sche Scheide vom morphologischen Standpunkte aus vielmehr dem Neurilem von Nervenstämmchen entspricht. An feinen Querschnitten durch den Olfactorius (vom Hecht) lässt sich zeigen, dass

von der äusseren Scheide der grösseren Nervenfasern im Sinne von M. Schultze secundäre Scheidewände ausgehen, welche die Faser in zwei oder mehr Abtheilungen zerlegen. Bei höheren Wirbelthieren scheint dagegen eine derartige Abgrenzung einzelner „Fasern" durch besondere Scheiden überhaupt nicht vorzukommen. Wenigstens ist es Boveri weder durch Isolation noch an Querschnitten gelungen, kernhaltige Membranen nachzuweisen. „Am Querschnitt lässt sich dann zwar eine Zerlegung in grössere und kleinere unregelmässige Gruppen leicht erkennen; diese aber sind nicht durch scharfe Doppellinien von einander geschieden, wie dies bei Membranen, welche den einzelnen Abtheilungen angehörten, der Fall sein müsste, sondern nur durch einfache, oft undeutliche und punktirt erscheinende Züge, die nicht einmal den Secundärscheiden der Hechtfasern gleichgestellt werden können." Boveri hält daher wohl mit Recht diese Scheidewände für „flächenhaft ausgebreitetes Bindegewebe, wie es sich in gleicher Anordnung (auch) zwischen den Fasern der weissen Substanz des Rückenmarkes findet". Hiermit steht auch das Verhalten der Kerne in Uebereinstimmung. „An den „Fasern" der über den Fischen stehenden Wirbelthiere erkennt man sehr leicht, dass nicht nur zwischen ihnen, sondern auch in ihrem Inneren Kerne liegen."

Die durch die erwähnten Scheidewände abgegrenzten Räume sieht man am Querschnitt von einem grau gefärbten Reticulum (der interfibrillären Substanz M. Schultze's) erfüllt, in dessen Maschenräumen wieder bei geeigneter Tinction die punktförmigen Querschnitte feinster Fäserchen erscheinen, ganz ähnlich wie auch an Querschnitten Remak'scher Fasern. Während wir aber mit Rücksicht auf ihre Ursprungsverhältnisse jede der letzteren als einen Axencylinder bezeichnen müssen, sehen wir uns aus gleichem Grunde beim Olfactorius gezwungen, jede der feinen Elementarfasern oder Fibrillen, welche den Inhalt der gemeinsamen Scheide bilden, als eine Nervenfaser oder einen Axencylinder für sich zu bezeichnen. Die eigenthümlichen Beziehungen der Olfactoriusfasern zu gewissen kugeligen Gebilden des Bulbus olfactorius sind seit lange bekannt, doch ist es erst in neuester Zeit gelungen, mit Hülfe der ausserordentlich vervollkommneten Nervenfärbungsmethoden die erwähnten Beziehungen näher aufzuklären.

Man weiss jetzt, dass von dem spindelförmigen Körper jeder „Riechzelle" zwei Fortsätze ausgehen, ein kurzer nach der Schleimhautoberfläche gerichteter, der sich zwischen die andern Epithelzellen einfügt, und ein sehr langer, feiner, fadenartiger Fortsatz, welcher als Olfactoriusfaser nach dem Bulbus hinzieht, um dort in je einem „Glomerulus" zu enden. Eine ganze Anzahl derartiger feinster Nervenfasern sammelt sich nun zu gröberen Bündeln (den erwähnten Olfactoriusbündeln), welche nach kürzerem oder längerem Verlauf durch die Löcher der Lamina cribrosa aus der Riechschleimhaut zum Bulbus olfactorius hinübertreten und der Schichte der Glomeruli zustreben. Während des ganzen Verlaufes von der Riechzelle bis zum Glomerulus behalten die einzelnen ungetheilten, oft varicösen Fasern gleiche Breite. Kurz vor dem Eintritt in den Glomerulus beginnt die Verzweigung der Fasern; sie theilen sich wiederholt dichotomisch und durchsetzen in etwas gewundenem Verlauf den Glomerulus, um schliesslich frei zu enden (5). Oft sieht man, wie Ramon y Cajal, Van Gehuchten und Martin, sowie Kölliker beschrieben haben, „nicht nur eine Faser in je einen Glomerulus eintreten, sondern 2, 3 oder mehrere, welche

sich alle in derselben Weise verhalten, indem sie sich im Glomerulus reichlich dichotomisch verzweigen und dabei sich miteinander verflechten, ohne etwaige Continuitätsverbindungen einzugehen." In diesen Endverzweigungen der Olfactoriusfasern in den Glomerulus liegen also die centralen Endigungen dieser Fasern vor, die man füglich, trotz ihrer Feinheit, nicht anders auffassen kann, wie als selbständige Nervenfasern (Axencylinder). Jede Olfactoriusfaser, oder richtiger Fibrille, entspricht daher dem centripetal verlaufenden Fortsatz einer im Epithel der Riechschleimhaut gelegenen „Riechzelle". Mit den Verzweigungen dieser Fasern im Glomerulus verflechten sich ohne directen Zusammenhang andere aus der Theilung von Ganglienzellfortsätzen (Ausläufer der sogenannten „Mitralzellen") hervorgehende Nervenfasern.

Haben wir es bei den Elementen des Olfactorius mit äusserst feinen, den „Fibrillen" der Remak'schen Fasern im Bau und Aussehen gleichenden, aber selbständigen marklosen Nervenfasern zu thun, so repräsentiren dieselben gewissermaassen die niedrigste, wenigst entwickelte Form des Nervengewebes. Höher stehen schon die Remak'schen Fasern, indem sie Bündel von Fibrillen darstellen, die eine allerdings nur unvollkommene Schwann'sche Scheide besitzen; die höchst entwickelten marklosen Nervenfasern treten uns endlich in den von einer vollständigen Schwann'schen Scheide umhüllten Axencylindern entgegen, wie sie in besonders typischer Form die peripheren Nerven der niedersten und in einem gewissen Entwicklungsstadium auch der höheren Wirbelthiere zusammensetzen. (Petromyzonten, Amphioxus, Cyklostomen).

Der Axencylinder, auf dessen feineren Bau wir später zurückkommen, erscheint hier unmittelbar und allseitig von der zur vollkommenen Röhre geschlossenen, glashellen und ihre Zusammensetzung aus Zellen nur durch das Vorhandensein länglicher Kerne an ihrer Innenseite verrathenden Schwann'schen Scheide umgeben, deren Oberfläche oft noch eine zarte, aus fibrillärem Bindegewebe bestehende Schichte („Henle'sche Scheide") umkleidet, die man als Theil des eine Anzahl von Fasern zu einem Nervenstämmchen zusammenschliessenden Bindegewebes (Neurilems) betrachten kann (Fig. 152).

Fig. 152. Nervenfaser aus dem N. trigeminus von Petromyzon fluviatilis nach Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit. (Nach Schieferdecker.)

Alle Nerven, welche aus Elementen der bisher besprochenen Art zusammengesetzt sind, zeichnen sich schon makroskopisch ganz wesentlich vor denen aus, welche entweder ausschliesslich oder doch in grösserer Menge markhaltige Fasern enthalten, deren sehr complicirter Bau im Folgenden noch zu erörtern ist. Marklose Nerven erscheinen in Folge der Durchsichtigkeit der einzelnen Fasern und ihrer Umhüllung immer durchscheinend, graulich gefärbt, und zeigen oft, namentlich bei Wirbellosen, eine fast gelatinöse Beschaffenheit. Dagegen sind die markhaltigen Nerven viel derber und widerstands-

fähiger und zeichnen sich auch sofort durch ihre elfenbeinweisse Farbe und Undurchsichtigkeit aus, was die Folge der optischen Eigenschaften der Markscheide ist, deren feinere Structur die Histologen seit lange beschäftigt.

Untersucht man markhaltige Nervenfasern im lebenden Gewebe oder unmittelbar nach dem Isoliren in einer möglichst indifferenten Flüssigkeit, so erscheinen dieselben als stark lichtbrechende, durchsichtige, vollkommen homogene und von einem einfachen Contur begrenzte Fäden, an welchen man von Stelle zu Stelle in sehr wechselnden Abständen Einschnürungen wahrnimmt, die nach ihrem Entdecker als Ranvier'sche Schnürringe („Etranglements annulaires") bezeichnet werden (Fig. 151 und 153). Die Länge der Segmente zwischen je zwei Einschnürungen ist bei niederen Wirbelthieren (Fische, Amphibien) viel beträchtlicher, als bei höheren, so dass ersterenfalls auf die gleiche Strecke viel weniger Schnürringe entfallen, was vielleicht mit dem verschiedenen Stoffbedarf zusammenhängt, wenn, wie Ranvier glaubt, die Einschnürungen als Eintrittsstellen der Ernährungsflüssigkeit zu betrachten sind. Hierfür liesse sich vielleicht auch geltend machen, dass die elektrischen Nerven von Torpedo, sowie embryonale Nerven stets kürzere und daher zahlreichere Segmente haben, als völlig entwickelte Fasern. Bemerkenswerth ist ferner, dass Ranvier'sche Einschnürungen sich an allen Theilungsstellen peripherer, markhaltiger Nervenfasern finden, dagegen an den centralen Elementen überhaupt nicht ganz sicher festgestellt sind. Nebst den Schnürringen fallen an frisch untersuchten, peripheren, markhaltigen Nervenfasern auch noch die der Schwann'schen Scheide zugehörigen länglichen Kerne auf, welche der Faser seitlich anliegen und gewissermaassen in die Markscheide hineingedrückt erscheinen. Der Umstand, dass (bei höheren Wirbelthieren) etwa in der Mitte zwischen je 2 Ranvier'schen Einschnürungen je ein Kern liegt, hat im Verein mit anderen noch zu erwähnenden Thatsachen zu der Ansicht geführt, dass jede Nervenfaser aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangen ist, eine Anschauung, welche auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Forschungen nicht aufrecht erhalten werden kann. Bei niederen Wirbelthieren (Fischen) liegen mehrere (nach Key und Retzius 5—18) Kerne in jedem Fasersegmente. Bezüglich ihres feineren Baues stimmen die Schwann'schen Kerne mit anderen Zellkernen in allen wesentlichen Punkten überein. Während die Schwann'sche Scheide eine der Faser allseitig auf das engste sich anschmiegende, vollkommen geschlossene Röhre darstellt, welche auch an den Stellen der Ranvier'schen Einschnürungen, wo, wie wir schen werden, die Markscheide Unterbrechungen erleidet, den Achsencylinder umhüllt, zeigt diese auch abgesehen von den Ranvier'schen Schnürringen eine segmentale Gliederung. Nach dem Tode sieht man jederseits zwischen je 2 Ranvier'schen Einschnürungen

Fig. 153. Nervenzelle mit sich theilendem Fortsatz aus einem Spinalganglion des Kaninchens. (Nach Schiefferdecker.)

den doppelten Contour der Markscheide durch schräge Querlinien unterbrochen, wodurch trichterartig ineinandersteckende, kürzere oder längere Marksegmente entstehen, deren Beziehungen zu einander insbesondere durch Schiefferdecker näher untersucht wurden. Nach ihrem Entdecker Lantermann bezeichnet man die erwähnten secundären Unterbrechungen der Continuität der Markscheide als Lantermann'sche Einkerbungen (Fig. 157). Bei Behandlung frischer markhaltiger Nervenfasern mit Silbernitrat entstehen an den Schnürringen eigenthümliche schwarze Kreuze, indem hier die Silberlösung am raschesten eindringt und nicht nur die von Schiefferdecker als „Zwischenscheibe" bezeichnete Substanz im Grunde des Schnürringes färbt, sondern auch noch eine Strecke weit längs des Axencylinders vordringt, indem sie sich zwischen diesem und der Markscheide nach beiden Seiten hin (in dem „periaxialen Spaltraum") verbreitet (Fig. 159). Die Längsbalken der Kreuze sind oft nicht continuirlich, sondern erscheinen als eine mehr oder weniger lange Reihe von Querbändern, den sogenannten Frommann'schen Silberlinien, deren Entstehung noch nicht hinreichend aufgeklärt ist.

Im Verlaufe des Absterbens machen sich weiterhin sehr auffallende Erscheinungen geltend. Es wurde schon früher bemerkt, dass an möglichst lebensfrischen Nervenfasern die Markscheide homogen und glatt erscheint; dies Bild ändert sich später ganz wesentlich. Selbst unter den günstigsten Bedingungen, in möglichst indifferenten Flüssigkeiten bedingt es die ausserordentliche Zersetzlichkeit der Substanz der Markscheide, dass sich sehr rasch Veränderungen derselben zeigen, die gewöhnlich als Gesinnungserscheinungen oder als Bildung von „Myelinformen" beschrieben werden. Dieselben sind hauptsächlich charakterisirt durch eine Art von Faltung und Runzelung der Markscheide, wodurch die ursprünglich geradlinige seitliche Begrenzung der Fasern vielfach wellig wird, während an der Oberfläche mannigfach gestaltete, unregelmässige Höcker, klumpige Streifen und Netze hervortreten, durch welche die Einkerbungen bald völlig verdeckt werden, während die Schnürringe noch immer sichtbar bleiben. Es hängen diese Veränderungen aufs innigste mit der chemischen Constitution der Markscheide zusammen, unter deren Bestandtheilen besonders Lecithin und Cholesterin zu nennen sind. Der Gehalt an dem ersteren bedingt es hauptsächlich, dass das Nervenmark sich bei Behandlung mit Ueberosmiumsäure mehr oder weniger intensiv schwärzt, so dass selbst sehr dünne Markscheiden durch diese Reaction sich noch ziemlich sicher erkennen lassen. Durch Wasser, verdünnte Säuren und Salzlösungen wird eine Quellung des Nervenmarkes bedingt, die sich am raschesten und intensivsten an den der Schwann'schen Scheide ermangelnden centralen Nervenfasern geltend macht. Hier wie auch an peripheren markhaltigen Fasern kommt es dann oft zu einer sehr charakteristischen Aufblätterung der Markscheide, die, an dem freien Ende der Marksegmente beginnend, dieselben in ihrer ganzen Ausdehnung ergreift.

Begreiflicherweise machen sich Quellungserscheinungen der Markscheide an solchen Stellen am meisten bemerkbar, wo, wie z. B. am Querschnitt, das Myelin in unmittelbarer Berührung mit der zutretenden Flüssigkeit steht. Hier kommt es dann oft unter Bildung sehr charakteristischer „Myelinfiguren" zu einem förmlichen Herausfliessen des Markes aus der Scheide, das sich unter Umständen ziemlich

weit vom Querschnitt aus erstrecken kann. Sehr eigenthümliche Bilder erhält man bei Behandlung markhaltiger Nervenfasern mit heissem Alkohol und Aether, wodurch ein grosser Theil der Marksubstanz in Lösung geht und ein zierliches Netzwerk einer ziemlich stark lichtbrechenden Masse übrig bleibt, die ihrem chemischen Verhalten zufolge dem Keratin nahe steht und daher von Kühne und Ewald als Neurokeratin bezeichnet wurde (Fig. 154). Ob diese netzförmigen „Hornscheiden" als solche innerhalb der normalen Markscheide präformirt sind oder nicht, muss als zur Zeit nicht sicher entschieden gelten. Ueberhaupt sind die durch verschiedene Reagentien verursachten Veränderungen im Aussehen der markhaltigen Nervenfasern bei der ausserordentlichen Zersetzlichkeit der Markscheide immer nur mit grösster Vorsicht für die Erkenntniss der Structur derselben zu verwerthen.

Fig. 154. Nervenfaser des Frosches mit Alkohol gekocht. Im Innern der verbogene Axencylinder. Zwischen demselben und der Schwann'schen Scheide das Neurokeratingerüst. (Nach Kölliker.)

Es wurde schon erwähnt, dass alle markhaltigen Nervenfasern der Wirbelthiere ursprünglich der Markscheide entbehren, die erst in einem gewissen Stadium der Entwicklung auftritt. In Bezug auf die Frage, wie dies geschieht, sind allerdings die Anschauungen, wie auch hinsichtlich der Entwicklung der Nervenfasern überhaupt noch sehr getheilt. Als sicher darf gelten, dass die Nervenfasern unter allen Umständen aus besonderen Zellen (Nervenzellen) hervorwachsen und daher als Ausläufer von solchen angesehen werden müssen; dies gilt nach den Untersuchungen von Kölliker und His insbesondere auch für die Spinalnerven-Wurzeln. Sowohl die vorderen wie die hinteren stellen anfangs lediglich Bündel nackter Axencylinder dar, welche, soweit es sich um die ersteren handelt, aus den motorischen Vorderhornzellen hervorsprossen, während die hinteren Wurzelfasern von den Zellen der Spinalganglien aus theils ins Rückenmark hinein, theils nach der Peripherie wachsen. Dem Mesoderm entstammende Zellen bilden dann später eine zunächst das ganze Bündel markloser Fasern einscheidende Hülle und endlich auch eine Specialscheide jeder einzelnen Faser (Schwann'sche Scheide). Dieselbe Thatsache der secundären Entstehung der Schwann'schen Scheide lässt sich noch deutlicher an den sich entwickelnden Nerven des Froschlarvenschwanzes feststellen (Kölliker, Rouget, Hensen). Wie Hensen fand, bestehen hier die Nerven im ersten Anfang aus glänzenden, feinen, gabelförmig sich theilenden Fäden ohne Kerne; später treten dann zuerst in der Nähe der Körperaxe einzelne Kerne auf, welche später auch an den letzten Verzweigungen erscheinen. Es ist nicht zu bezweifeln, dass dieselben Zellen der Bindesubstanz angehören, aus deren Verschmelzung die Schwann'sche Scheide hervorgeht. Was nun die Bildung der Markscheide anlangt, so scheint dieselbe ebensowenig wie die der Schwann'schen Scheide gleichzeitig in allen Punkten im Verlauf einer Nervenfaser zu erfolgen. So ist es bekannt, dass innerhalb des Centralorganes

(Gehirn, Rückenmark) die Fasern der Pyramidenbahn in der Richtung von ihren Ursprungszellen aus nach dem Rückenmark hin sich allmählich mit Markscheiden umhüllen, und dasselbe gilt nach Kölliker hinsichtlich der peripheren Nerven, wo die Markentwicklung in der Richtung von den Stämmen nach der Peripherie zu fortschreitet. Der Angabe von Hensen, dass das Mark zunächst in Form einzelner Tropfen auftritt, trat Kölliker entgegen, welcher bei Froschlarven beobachtete, dass es „als eine von vorneherein zusammenhängende Röhre in die Erscheinung tritt, welche ganz allmählich ihre dunklen Contouren gewinnt, so dass ein unmerklicher Uebergang von den blassen zu den dunkelrandigen Fasern statthat". Dies geschieht, wie es scheint, zunächst in der Nähe der Schwann'schen Kerne, so dass sich Marksegmente bilden, welche durch längere, den Ranvier'schen Einschnürungen entsprechende marklose Strecken von einander getrennt erscheinen.

Das Vorkommen ächter Markscheiden bei gewissen Nerven wirbelloser Thiere wurde wiederholt behauptet, bildet aber unter allen Umständen eine relativ seltene Ausnahme. Ohne auf die älteren hierher-

Fig. 155. Zwei markhaltige Nervenfasern von Palaemon squilla. (Nach Retzius.)

gehörigen Angaben näher einzugehen, sei nur erwähnt, dass nach den Untersuchungen von Retzius an Palaemon squilla und von Friedländer an Anneliden (Mastobranchus, Lumbricus) an dem Vorkommen markhaltiger Nervenfasern bei Evertebraten nicht mehr zu zweifeln ist. Am weitesten scheint die Uebereinstimmung der fraglichen Structurverhältnisse mit den markhaltigen Nerven der Wirbelthiere bei den Nervenfasern von Palaemon zu gehen. Hier konnte Retzius sowohl mit Hülfe der Silberfärbung, wie auch durch Methylenblau ganz charakteristische, den Ranvier'schen Kreuzen entsprechende Figuren, sowie auch Frommann'sche Linien erzeugen, welche wie jene Einschnürungen entsprechen und an gewissen, regelmässig wiederkehrenden Stellen vorkommen (Fig. 155); zwischen je 2 Einschnürungen liegt ein länglich ovaler Kern, der offenbar den Schwann'schen Kernen markhaltiger Wirbelthiernerven entspricht, obschon Retzius das Vorhandensein einer Schwann'schen Scheide nicht nur bei den Fasern des Bauchstranges, sondern auch an peripherischen Nerven in Abrede stellt. Die Myelinscheide verläuft ununterbrochen von einer Einschnürung zur anderen, zeigt doppelte Contouren und ein fettartig glänzendes Aussehen; nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure wird die Scheide zuerst grau, später schwarz, ganz wie die Markscheide der Wirbelthiernervenfasern (6).

Der Axencylinder.

Auch hinsichtlich des feineren Baues dieses functionell wichtigsten Theiles der Nervenfasern gehen die Ansichten zur Zeit noch ziemlich weit auseinander. Der Grund hierfür dürfte, abgesehen von den

zweifellos bestehenden Schwierigkeiten der Untersuchung, hauptsächlich darin zu suchen sein, dass man sich vielfach nicht gleich an diejenigen Objecte gewendet hat, welche voraussichtlich am ehesten geeignet erscheinen, über die schwebenden Fragen Aufschluss zu geben. Offenbar kommt es einerseits auf die Grösse der Elemente, andererseits aber auf den Mangel dickerer Hüllen an, durch welche die Klarheit des mikroskopischen Bildes wesentlich getrübt wird. Es sind daher auch sicher alle markhaltigen Fasern von vorneherein als minder günstige Objecte gegenüber den marklosen der Wirbelthiere und Evertebraten zu bezeichnen. In der That stützt sich die Anschauung über den Bau des Axencylinders, welche zur Zeit wohl die am meisten verbreitete ist und vom morphologischen wie physiologischen Gesichtspunkte aus auch am besten begründet erscheint, zunächst und hauptsächlich auf Beobachtungen an Nervenfasern wirbelloser Thiere und an marklosen Wirbelthiernerven. Schon im Jahre 1843 hat Remak an gewissen riesigen Nervenfasern des Bauchmarkes der Krebse an Stelle des Axencylinders ein Bündel feinster Fibrillen beobachtet, und später trat insbesondere M. Schultze sehr entschieden zu Gunsten der Annahme einer durchgreifenden, fibrillären Structur des Axencylinders bei allen Nervenfasern ein. Er weist darauf hin, dass insbesondere an den dicken, markhaltigen Nervenfasern aus den Seitensträngen des Rückenmarkes, „aus denen man, da sie der Schwann'schen Scheide entbehren, den Axencylinder leicht isoliren kann, sowohl ganz frisch als noch besser nach Maceration in Jodserum, bei starker Vergrösserung eine parallele Streifung und eine Substanz feinkörniger Natur zwischen den Streifen" erkennbar wird, welche nur „auf eine Zusammensetzung aus Fibrillen und interfibrillärer Substanz" zurückzuführen sei. Aber selbst innerhalb der Markscheide konnte M. Schultze dieselbe Structur des Axencylinders an den dicken Fasern des Gehirns von Torpedo erkennen. Sehr überzeugend sprechen ferner für die fibrilläre Structur des Axencylinders Beobachtungen über den Ursprung desselben aus dem zugehörigen Zellkörper, wie sie von M. Schultze an den grossen Nervenzellen des Rückenmarkes und Gehirns der Wirbelthiere, von Hans Schulze dagegen fast noch überzeugender an wirbellosen Thieren gemacht wurden. In beiden Fällen zeigt der Körper der Ganglienzellen selbst eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte fibrilläre Structur, die am deutlichsten in der Rinde zu erkennen ist. Ihre Wahrnehmbarkeit wird wesentlich dadurch erleichtert, dass benachbarte Fibrillen durch verhältnissmässig dicke Schichten plasmatischer Grundsubstanz von einander getrennt erscheinen. Der complicirte Verlauf der einzelnen Fäserchen im Inneren des Zellkörpers tritt nach M. Schultze mit besonderer Klarheit an gewissen mächtigen multipolaren Ganglienzellen im Gehirn von Torpedo hervor, wo man leicht zu erkennen vermag, wie die Fibrillen theils in divergirender Richtung von jedem Fortsatze aus in den Zellkörper einstrahlen, anderentheils aber um den central gelegenen Kern concentrische Kreise beschreiben.

Jeder Zweifel an der Präexistenz einer fibrillären Structur des Axencylinders wird endlich durch das Studium der breiten marklosen Nervenfasern der Petromyzonten beseitigt, welche noch besser als gewisse Fasern wirbelloser Thiere (z. B. des Krebses) gestatten, die fraglichen Structurverhältnisse an völlig lebensfrischen Präparaten nachzuweisen (Schiefferdecker 7). Innerhalb der Schwann'schen

Scheide lassen sich in der Regel zweierlei Substanzen erkennen, ein in der Axe gelegenes Bündel feinster Fäserchen (Nervenfibrillen, Axenfibrillen), welche oft deutlich einen welligen Verlauf zeigen und rings umschlossen werden von einem Mantel einer homogen erscheinenden Substanz, die sich zweifelsohne auch in das Innere des „Axenstranges", wie Schiefferdecker das Fibrillenbündel nennt, fortsetzt, und die einzelnen, etwa 0,4 μ dicken Fäserchen von einander trennt (Fig. 152). Es besteht hier demnach zwischen den letzteren und der homogenen Grundsubstanz (dem „Axoplasma", Neuroplasma Köllicker's) eine ganz ähnliche Beziehung wie etwa bei den glatten und quergestreiften Muskelfasern zwischen den contractilen Fibrillen und dem Sarkoplasma. Der Axoplasmamantel ist besonders an den dicksten Nervenfasern stark entwickelt und tritt um so weniger als besonderer Bestandtheil des ganzen Axencylinders hervor, je dünner die Fasern sind. Dies zeigt sich besonders deutlich an Querschnitten gehärteter Nervenfasern (Fig. 156). Das centrale Fibrillenbündel erscheint hier an breiten wie an schmalen Fasern fast gleich entwickelt, während die Dicke des Axoplasmamantels sehr auffallende Verschiedenheiten darbietet. „Es nimmt also mit abnehmendem Axencylinderdurchmesser bei Petromyzon die Menge des Axoplasmas schneller ab als die Anzahl der Fibrillen. Da diese letzteren aller Wahrscheinlichkeit nach die eigentlich wichtige leitende Substanz darstellen, so würde man bei Petromyzon aus dem Durchmesser des Axencylinders nicht ohne Weiteres auf die Menge der leitenden Substanz schliessen dürfen. Die Entfernung zwischen zwei Fibrillen ist stets grösser als der Durchmesser der Fibrillen, es sind dieselben also durch relativ grosse Mengen von Axoplasma von einander getrennt. Die Fibrillen von Petromyzon sind äusserst hinfällige Gebilde, welche augenscheinlich nur lebensfrisch überhaupt sichtbar sind; sobald sie absterben, zerfallen sie, auch bei Untersuchung im Blutserum desselben Thieres, in feine Körnchen von sehr starkem Lichtbrechungsvermögen, welche zunächst noch in Reihen liegen bleiben, entsprechend den Fibrillen, durch deren Zerfall sie entstanden sind. Bei weiterem Absterben tritt dann augenscheinlich eine Verflüssigung des Axenstranges ein, derselbe fliesst als eine zähe Masse hervor, begleitet von der wohl noch festeren Substanz des Axoplasmamantels." Noch weniger widerstandsfähig als das Axoplasma scheinen die Fibrillen zu sein. „Bald nach dem Tode ist daher von den Fibrillen überhaupt nichts mehr zu sehen; statt ihrer bemerkt man einen körnigen Strang, wie er schon vielfach abgebildet worden ist." Ich kann diese Schilderung, welche ich mit Schiefferdecker's eigenen Worten hier wiedergegeben habe, nach eigenen Beobachtungen durchaus bestätigen.

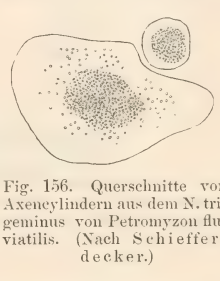


Fig. 156. Querschnitte von Axencylindern aus dem N. trigeminus von Petromyzon fluviatilis. (Nach Schiefferdecker.)

Unverhältnissmässig schwieriger ist der Bau des Axencylinders bei den mit dicken Markscheiden umgebenen Nervenfasern der höheren Wirbelthiere zu erkennen, und sind hieraus ohne Zweifel die so sehr verschiedenen Ansichten der Autoren zurückzuführen. Von vorneherein kann es wohl kaum bezweifelt werden, dass die Structurverhältnisse des Axencylinders in der ganzen Thierreihe in

allen wesentlichen Punkten übereinstimmen werden. Wenn daher in einem Falle die Existenz einer fibrillären Structur als über jeden Zweifel feststehend betrachtet werden darf, so erscheint es geradezu als ein Postulat, die Fibrille allgemein als den eigentlichen Elementarbestandtheil des Axencylinders anzunehmen. In der That darf zur Zeit diese von Remak und Max Schultze begründete Anschauung durch die Untersuchungen von Engelmann, Kupffer, Maley, Boveri, Kölliker, Jacobi, Joseph u. A. als eine durchaus gesicherte angesehen werden, und weder die Ansicht Fleischl's, der den Axencylinder als eine Flüssigkeitssäule erklärte, noch jene Kuhnt's, der den Axenraum von einer „homogenen, fest weichen, ziemlich elastischen, bald fein, bald grob granulirten Masse" erfüllt sein lässt und die fibrilläre Längsstreifung für Falten der von ihm angenommenen „Axencylinderscheide" hält, kann als begründet gelten.

Wie bei den marklosen Fasern der Petromyzonten und gewisser Wirbellosen (Krebs) nehmen wir daher auch für den Axencylinder der markhaltigen Fasern eine Zusammensetzung aus einer weichen, wasserreichen Grundsubstanz von wahrscheinlich gallertiger Consistenz, dem

Fig. 157. Längs- und Querschnitt von markhaltigen Nervenfasern aus dem N. ischiadicus des Frosches (Osmiumsäure-Säurefuchsin). Ranvier'scher Schnürring und zwei Lantermann'sche Einkerbungen. Fibrilläre Structur des Axencylinders.

„Axoplasma", und darin eingebetteten Fibrillen an. Während die letzteren aber in den erwähnten Fällen ein centrales, von einer mehr oder weniger dicken Schicht von Axoplasma umhülltes Bündel darstellen, erscheinen sie bei markhaltigen Fasern gleichmässig über den ganzen Querschnitt des Axencylinders verbreitet, so dass die Mantelschichte entweder gar nicht oder nur undeutlich als eine ganz schmale Randzone hervortritt. Bei Anwendung geeigneter Färbemittel (Säurefuchsin, Bismarckbraun etc.) lassen sich die Fibrillen überaus deutlich sowohl in der Längsansicht der Fasern, wie im Querschnitt erkennen. Man bemerkt dann leicht, dass an den Schnürringen die Fibrillen einander genähert und durch weniger Kittsubstanz verbunden sind, so dass der Axencylinder an solchen Stellen am dünnsten ist (Fig. 157). Nach Engelmann (8) würden hier präformirte Discontinuitäten der Fibrillen anzunehmen sein, wofür besonders die Thatsache geltend gemacht wird, dass unter gewissen Umständen der Axencylinder gerade an der Stelle der Einschnürung eine glatte Continuitätstrennung erfährt, entsprechend „der bei Silberbehandlung sich schwarz färbenden Querlinie". („Querscheibe" Engelmann.) Engelmann's Gründe wurden später als nicht stichhaltig erwiesen und können daher auch nicht zur Stütze der Lehre von der Zusammensetzung der markhaltigen Nervenfasern aus einzelnen aneinandergereihten Zellindividuen gelten (vergl. Jacobi, Boveri),

einer Lehre, die zur Zeit wohl auch als durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen widerlegt angesehen werden darf. Es verdient bemerkt zu werden, dass bei der Ehrlich'schen „intravitalen" Methylenblau-Färbung, soweit meine Erfahrungen reichen, niemals, weder bei marklosen noch bei markhaltigen Fasern die fibrilläre Structur des Axencylinders am frischen Präparate merklich hervortritt; dagegen findet man an gewissen so gefärbten Fasern im Bauchmark vom Hirudo medicinalis nach Behandlung mit pikrinsaurem Ammoniak die Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen stets überaus deutlich ausgeprägt. Es muss zur Zeit als zweifelhaft bezeichnet werden, ob der Axencylinder als Ganzes (Fibrillen + Neuroplasma), abgesehen von seinen sonstigen Hüllen (Schwann'sche Scheide, Markscheide), auch noch von einer besonderen zarten Scheide („Axencylinderscheide") umgeben ist. In einzelnen Fällen scheint dies thatsächlich der Fall zu sein, immer handelt es sich aber nur um eine äusserst feine, als besondere Membran kaum darstellbare Schicht.

Die schon erwähnte ausserordentliche Empfindlichkeit der den Axencylinder zusammensetzenden Substanzen bedingt es, dass durch Behandlung mit Reagenzien mancherlei morphologische Veränderungen bewirkt werden, welche bei nicht genügender Berücksichtigung leicht zu Irrthümern Anlass bieten können. Hierher gehört vor Allem die in den meisten Fällen sehr beträchtliche Schrumpfung, welche selbst schon durch physiologische Kochsalzlösung, in besonders hohem Grade aber durch alle stärker wasserentziehenden Härtungsmittel, wie Alkohol, Chromsäure und chromsaure Salze u. A., herbeigeführt wird.

Hierher gehört ferner die Thatsache, dass gefärbte Querschnitte durch Nerven, welche in Lösungen von Chromsäure oder chromsauren Salzen gehärtet wurden, in der Regel kein richtiges Bild von dem Verhältniss der Grösse des Axencylinders zu dem Marke geben, indem jener stark geschrumpft innerhalb der gequollenen Markscheide liegt und auf dem Querschnitt zur Entstehung der bekannten „Sonnenbildchen" führt.

Bessere, wenngleich auch nicht einwandfreie Resultate liefert die Härtung mit Osmiumsäure. M. Joseph bestimmte in diesem Falle bei den elektrischen Nerven von Torpedo das Verhältniss der Grösse des Axenraumes zum Marke wie 1 : 3 — 5. Innerhalb dieses grossen Axenraumes tritt nun bei combinirter Osmiumsäure-Alkohol-Behandlung sowohl auf Quer- wie an Längsschnitten ein äusserst zartes Netzwerk hervor („Axengerüst" Joseph's), welches Joseph für präformirt hält und in dessen Maschen die Axenfibrillen liegen sollen, die bei der angewendeten Behandlung der Präparate nicht sichtbar werden. Joseph nimmt ferner an, dass das „Axengerüst" mit dem Neurokeratingerüst der Markscheide in directem Zusammenhang steht, was, wie Kölliker mit Recht bemerkt, eher als ein Beweis gegen die Präformation gelten müsste, da die Existenz des letzteren als eines präformirten Bestandtheils der Markscheide zum mindesten sehr zweifelhaft ist. Die Bilder, welche Joseph beschreibt, erinnern in mancher Beziehung an die Structurverhältnisse, welche nach Bütschli dem Axencylinder in weitester Verbreitung zukommen würden. Wie beim Muskel soll auch hier die fibrilläre Structur durch der Länge nach aneinander gereihte, gestreckte Waben bedingt sein, deren dickere Seitenwände durch äusserst zarte Querbrücken miteinander verbunden sind. Dadurch kommt bei schwächerer Vergrösserung das Bild einer parallelen Längs-

streifung zu Stande. Es muss vorläufig dahingestellt bleiben, ob diese von Bütschli beobachtete Wabenstructur wirklich als präformirt anzusehen oder nur als eine Reagenzienwirkung aufzufassen ist. Die letztere Möglichkeit wird man bei einem Gebilde von so ausserordentlicher Labilität immerhin zugeben müssen. Ausserdem sprechen aber auch physiologische Erwägungen, deren Erörterung hier nicht am Platze scheint, viel mehr zu Gunsten der Annahme isolirter und isolirt leitender Fibrillen, als für die Existenz eines leitenden Netzwerkes.

Als eine Reagenzienwirkung möchte endlich wohl auch in allen Fällen das Vorkommen varicöser Anschwellungen im Verlaufe einzelner Fibrillen oder feinerer Fibrillenbündel (dünner Axencylinder) anzusehen sein. Bekanntlich treten dieselben sehr häufig, ja man kann sagen regelmässig, sowohl bei Goldbehandlung, wie bei Färbung mit Methylenblau auf und wurden namentlich auf Grund der letzterwähnten Thatsache vielfach als präformirt angesehen. In der That scheint hier ja auch das regelmässige Vorkommen der Varicositäten im Gebiete der Endigungen sensibler wie motorischer Nerven in überlebenden Organen (noch zuckenden Muskeln etc.) sehr zu Gunsten der erwähnten Anschauung zu sprechen. Nichtsdestoweniger glaube ich doch und befinde mich hier in Uebereinstimmung mit auf diesem Gebiete sehr erfahrenen Forschern, dass Varicositäten, wo und unter welchen Umständen immer sie auftreten mögen, als eine abnorme Erscheinung anzusehen sind, bedingt durch eine beginnende Gerinnung oder Erstarrung als erstes merkbares Zeichen des Absterbens.

Ein Umstand, der bisher noch nicht erwähnt wurde, verdient, wie ich glaube, besondere Beachtung, nämlich die ausserordentliche Verschiedenheit der Caliberverhältnisse sowohl markhaltiger wie markloser, centraler wie peripherer Nervenfasern. Am eindringlichsten macht sich diese Thatsache vielleicht bei Betrachtung eines mit Methylenblau gefärbten grösseren Nervenstammes oder des Bauchstranges von Crustaceen und Insekten geltend; aber auch bei markhaltigen Wirbelthiernerven finden sich sehr auffallende Unterschiede. Hängt dies, wie es den Anschein hat, mit functionellen Verschiedenheiten zusammen, so würden, auch abgesehen von später zu erwähnenden physiologischen Gründen, allein schon die anatomischen Differenzen sehr entschieden gegen die oft behauptete Einerleiheit aller Nervenfasern sprechen, wonach die Verschiedenheit der Reizwirkungen lediglich und allein durch die Verschiedenheit der Erfolgsorgane bedingt sein soll.

In Bezug auf weitere histologische Einzelheiten sei erwähnt, dass im Allgemeinen grosse Ganglienzellen auch dickeren Nervenfasern den Ursprung geben als kleine, und dass alle peripheren Fasern um so dünner werden, je mehr sie sich ihrem (peripheren) Ende nähern; besonders deutlich tritt dies an allen Theilungsstellen motorischer sowie insbesondere der elektrischen Nerven hervor. Innerhalb der Centralorgane findet man dagegen oft ein gegentheiliges Verhalten, indem eine Nervenfaser von der Ursprungszelle aus zunächst erheblich an Dicke zunimmt.

II. Erregungsleitung und Erregbarkeit der Nerven.

Mit Rücksicht darauf, dass die wesentlichste, ja ausschliessliche Function der Nervenfasern in der Erregungsleitung besteht, erscheint es angemessen, zunächst eine kurze Uebersicht der wichtigsten

hierhergehörigen Thatsachen zu geben. Der Hauptsache nach besteht, um dies an die Spitze zu stellen, kein principieller Unterschied in Bezug auf die Leitung des Erregungsvorgangs in irgend einem irritablen, leitungsfähigen Plasma, wie beispielsweise der Muskelsubstanz und im Nerven. Hier wie dort scheint die normale Continuität der Structur ein unabweisliches Erforderniss der Erregungsleitung zu sein, welche demnach, wenigstens innerhalb der Nervenfasern, von Querschnitt zu Querschnitt übertragen wird. Gewisse neuere Erfahrungen auf dem Gebiete der feineren Anatomie der Centralorgane haben es dagegen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass hier, wie es scheint, das in Rede stehende Gesetz insofern eine Ausnahme erleidet, als die Uebertragung der Erregung, insbesondere von Ganglienzellen auf Nervenfasern resp. umgekehrt, vielfach nicht per continuitatem, sondern nur durch Berührung (per contiguitatem) erfolgt.

Schon beim Muskel wurde darauf hingewiesen, dass unter normalen Verhältnissen die Erregung in der direct gereizten Faser localisirt bleibt und nicht der Quere nach auf die benachbarten überspringt. Genau das Gleiche gilt auch für die Nerven und zwar ebensowohl die marklosen wie die markhaltigen. Wie Kühne (9) gezeigt hat, kann man mittels der monopolaren Reizmethode unter bestimmten Bedingungen selbst einzelne Fasern des Froschischiadicus elektrisch reizen und sieht dann immer nur die zugehörigen Muskelfasern sich verkürzen. Bestätigt wird die Isolation und Selbständigkeit der einzelnen Fasern durch die Folgen partieller Durchschneidungen eines Nervenstammes; dieselben lähmen stets nur einen bestimmten Theil des von dem Nerven versorgten Gebietes. Wenn sich eine Nervenfaser verzweigt, so verbreitet sich natürlich die Erregung der Stammfaser auch auf alle Theiläste. Derartige oft ausserordentlich reiche Theilungen kommen besonders entwickelt innerhalb der Centralorgane, aber auch in peripheren Erfolgsorganen (Muskeln, elektrischem Organ u. s. w.) und wiewohl viel seltener innerhalb der Stämme selbst vor. In ersterer Hinsicht braucht nur an die oft erstaunlich reiche Verästelung des einzigen Nervenfortsatzes monopolarer Ganglienzellen im Bauchmark der Crustaceen und Würmer (Fig. 158) sowie an die „Collateralen" im Rückenmarke der Wirbelthiere erinnert zu werden. Hier werden durch die Theilung offenbar Beziehungen zwischen mehr oder weniger weit von einander entfernt gelegenen Theilen des centralen Nervensystems vermittelt. In extremster Weise findet sich die Theilung (peripherer) Nervenfasern entwickelt bei den in der Mehrzahl der Fälle als umgewandelte Muskeln aufzufassenden elektrischen Organen gewisser Fische (vergl. das Capitel über elektrische Fische). So wird bei Malopterurus das ganze, aus vielen Tausend einzelner Platten bestehende paarige Organ von je einer einzigen Nervenfaser versorgt, die sich dementsprechend unzählige Mal theilen muss, um jede einzelne elektrische Platte zu versorgen, und ähnlich verhält es sich auch bei andern elektrischen Fischen. Es sind dies übrigens zugleich diejenigen Fälle, welche auf die functionelle Bedeutung der Theilungen peripherer Nervenfasern am meisten Licht werfen. Offenbar werden solche hauptsächlich da vorkommen, wo kein isolirtes Functioniren der betreffenden Endorgane erforderlich ist, wo es im Gegentheil darauf ankommt, dass alle einzelnen Elemente möglichst gleichzeitig

und in gleichem Sinne zusammenwirken. Dies wird auch bei Muskeln der Fall sein, welche Bewegungen von sehr geringer Mannigfaltigkeit zu vermitteln haben, wie beispielsweise die in festen Hüllen eingeschlossenen Muskeln der Crustaceen und Insekten, deren Nerven sich in der That durch äusserst reiche Theilungen auszeichnen (Fig. 150).

Fig. 158. Ganglienzelle mit reich verzweigtem Nervenfortsatz aus dem Bauchmark des Krebses (Methylenblau-Pikrinsäure).
(Nach Biedermann.)

Solche kommen ferner nach Stannius sehr allgemein in den motorischen Nerven der Fische und in gewissen Muskeln der Amphibien (Fig. 159) vor und finden hier wohl auch ihre Erklärung in der geringen Mannigfaltigkeit der Bewegungscombinationen bei diesen Thieren. Je grösser diese letztere ist, je mehr ein Muskel bestimmt ist, mit verschiedenen Fasergruppen bei verschiedenen, coordinirten

Bewegungen sich zu betheiligen, umsomehr wird es auf eine partielle Innervirung ankommen und umso beschränkter werden auch naturgemäss die Theilungen der Nervenfasern sein müssen.

In Bezug auf den Theilungsmodus der marklosen Fasern wirbelloser Thiere herrscht innerhalb der Centralorgane wie in der Peripherie eine grosse Mannigfaltigkeit; von der einfachen dichotomischen Theilung bis zur reichsten baumförmigen Verästelung finden sich alle Uebergänge. Als zwei Haupttypen können hier die Verzweigungen

Fig. 159. Einige Nervenstämmchen aus dem Brusthautmuskel eines mit Methylenblau injicirten Frosches mit zahlreichen Theilungen und Ranvier'schen Kreuzen. (Nach Kölliker.)

der Axencylinderfortsätze centraler Ganglienzellen im Bauchmarke der Würmer und Crustaceen und die Muskelnerven der letzteren gelten. Beide treten natürlich im Verlaufe eines und desselben Axencylinders auf, indem der centrale, mehr oder weniger reich verästelte Abschnitt von der peripheren Endausbreitung durch eine ungetheilte oder doch theilungsarme Strecke getrennt wird. Während innerhalb des Centralorgans von der dicken Stammfaser meist zahlreiche, sehr feine Seitenzweige entspringen, welche sich ihrerseits baumförmig verästeln, wobei der Unterschied im Caliber des Axencylinderstammes und seiner Zweige oft ausserordentlich auffallend ist, herrscht im Bereiche der

peripheren Endausbreitung der Typus streng dichotomischer Verzweigung vor. Hierfür dürfte sich kaum ein geeigneteres Beispiel finden lassen als der Oeffnungsmuskel der Krebsscheere mit seinen Nerven (3). Hier enthalten die feineren Stämmchen stets nur zwei, von einer geschichteten Bindegewebshülle umschlossene Axencylinder, die in Bezug auf ihre Dicke wesentlich verschieden sind und sich auch mit Methylenblau in verschiedenem Tone färben. Verfolgt man dieselben nach der Peripherie hin, so sieht man, wie sich ausnahmslos beide Axencylinder an einer und derselben Stelle theilen; es wiederholt sich dies in gleicher Weise bei jeder neuen Gabelung bis in die feinsten Verzweigungen hinein, wobei zugleich die Zahl der Theilungen rasch zunimmt (Fig. 150). Wie innerhalb des Centralorganes, so ist auch in der Peripherie das Grössenverhältniss der Zweige und der Stammfaser bemerkenswerth. Nur selten erfolgt die dichotomische Theilung so, dass die beiden Zweige gleich dick erscheinen, sondern gewöhnlich ist der eine Ast viel dünner als der andere und oft besteht in dieser Beziehung ein geradezu auffallendes Missverhältniss, indem ein sehr dicker Axencylinder ein überaus feines Aestchen seitlich abgiebt.

Hinsichtlich des Theilungsmodus der Wirbelthiernerven, insbesondere der so interessanten Verhältnisse im elektrischen Organ der Zitterfische wird an geeigneter Stelle noch Näheres mitzutheilen sein.

Nicht in demselben Sinne wie bei den peripheren Nerven und deren peripheren Endigungen hat das Gesetz der isolirten Leitung Geltung innerhalb der Centralorgane. Hier sind nachweislich Bedingungen gegeben für eine allseitige Ausbreitung (Irradiation) der Erregung, wie insbesondere die Erscheinung des Strychnintetanus lehrt, wobei durch Reizung einer einzelnen oder weniger sensiblen Nervenfasern unter Vermittelung des Rückenmarkes fast sämmtliche quergestreifte Stammesmuskeln in die heftigste Erregung gerathen können. Wenn hier derselbe beschränkte Reiz unter normalen Verhältnissen auch nur eine auf bestimmte Muskelgruppen beschränkte, coordinirte (Reflex-)Bewegung hervorruft, so kann man in gewissem Sinne von einer isolirten Leitung sprechen. Allein der Grund, wesshalb in diesem Falle die Erregung bestimmte und stets dieselben Bahnen einschlägt, liegt nicht in einem scharf begrenzten anatomischen Zusammenhang der betreffenden nervösen Theile, die vielmehr innerhalb des Centralorganes allseitig mit einander leitend verknüpft sein müssen, sondern in gewissen besonderen Erregungsbezw. Leitungsbedingungen längs bestimmter („ausgeschliffener") Bahnen oder Entladungslinien in der grauen Substanz.

Wo immer eine irritable Substanz mit einem entwickelteren Leitungsvermögen begabt ist, da lässt sich auch stets eine nach allen möglichen Richtungen gleichmässige Ausbreitung des Erregungsprocesses constatiren, so dass es fast als selbstverständlich bezeichnet werden dürfte, dass jeder Nervenfaser gerade wie etwa einer Muskelfaser doppelsinniges Leitungsvermögen zukommt.. Nur der Umstand, dass jede Nervenfaser naturgemäss mit einem Erregungs- und einem Erfolgsorgan verbunden ist, würde es demnach bedingen, dass eine andere Richtung der Leitung als von ersterem zu letzterem keine erkennbare Wirkung zu entfalten vermag. Nichtsdestoweniger hat man sich vielfach bemüht, einen directen experimentellen Beweis für die in Rede stehende Frage zu liefern. Hier sind vor Allem Versuche zu

erwähnen, bei welchen man anstrebte, den centralen Theil durchschnittener sensibler und den peripheren motorischer Nervenfasern künstlich zusammenzuheilen.

Ohne hier auf die nicht einwandfreien älteren Versuche von Bidder, Philipeaux und Vulpian u. A. näher einzugehen, bei welchen es sich darum handelte, den centralen Stumpf des sensiblen Ramus lingualis trigemini mit dem peripherischen des Hypoglossus zu vereinigen, seien nur die neuerdings von Kochs (10) wiederholten Versuche P. Berts erwähnt, wobei die angefrischte Schwanzspitze einer Ratte zunächst der Rückenhaut implantirt wurde, worauf nach erfolgter Anheilung der Schwanz an seinem Ursprung abgeschnitten wurde. Nach kurzer Zeit sollte die Sensibilität in dem transplantirten Schwanze wieder hergestellt sein, scheinbar ein Beweis dafür, dass die der Degeneration noch nicht anheimgefallenen Nerven in einer der normalen entgegengesetzten Richtung die Erregung leiteten. Auch die Beweiskraft dieser Versuche ist durch Kochs als völlig unzureichend erwiesen worden.

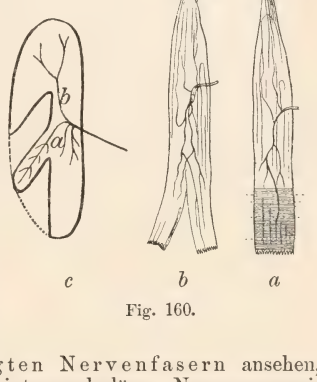


Fig. 160.

Als einen wirklichen experimentellen Beweis für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nervenfasern darf man aber, abgesehen von gewissen, später zu erwähnenden Beobachtungen von Du Bois-Reymond über die Fortpflanzung der negativen Schwankung in beiden Richtungen, Versuche an verzweigten Nervenfasern ansehen, wie sie von Kühne (11) an den intramuskulären Nervenverzweigungen verschiedener Froschmuskeln, insbesondere des Sartorius und Gracilis, von Babuchin an dem hierzu noch geeigneteren elektrischen Organ des Zitterwelses (Malopterurus) angestellt worden sind. Der zarte Nerv, welcher in der Mitte des Sartorius seitlich hinzutritt, verzweigt sich in dem Muskel derart, dass sich die einzelnen Fasern als Bestandtheile von Gabelästchen vielfach ebenfalls dichotomisch theilen. Machte nun Kühne das obere breite Muskelende durch Eintauchen in erwärmtes Oel wärmestarr (Fig. 160 *a*), so zuckte eventuell bei Durchschneidung des erstarrten Abschnittes mit der Scheere der normal gebliebene Theil des Muskels, was sich so deuten lässt, dass noch erregbare Nervenfasern zwischen den starren, todten Muskelfasern mechanisch gereizt wurden und die Erregung in centripetaler Richtung auf Aeste übertragen haben, welche jenseits des erstarrten Muskeltheiles abzweigen. Beweisender ist noch der sogenannte „Zweizipfelversuch", bei welchem das breite Sartoriusende der Länge nach gespalten wird, worauf Reizung des einen Zipfels stets auch ein Mitzucken des anderen bedingt (Fig. 160 *b*). Da hierbei, soferne es sich um einen normalen Muskel handelt, eine Uebertragung durch secundäre Erregung von Muskelfaser zu Muskelfaser ausgeschlossen erscheint, so bleibt nur die eine Deutung übrig, dass die

eine Zinke einer Nervengabel gereizt wurde, welche beide Zipfel versorgt und somit die Erregung zunächst centripetal geleitet haben musste. Später hat Kühne analoge Versuche auch an anderen Muskeln, insbesondere dem Gracilis des Frosches, mit Erfolg angestellt. Wie die beistehende Fig. 160*c* zeigt, theilt sich der zutretende Nerv in zwei Zweige, a und b, von denen der eine so umschnitten wird, dass ein Lappen entsteht, dessen Reizung (durch Schnitt) jedesmal eine Zuckung des ganzen Muskels bewirkt. Da auch hier Fasertheilungen an der Theilungsstelle des ganzen Nerven vorhanden sind, so beweist der Versuch die centripetale Leitung in dem Nervenzweig des Lappens. Auf den Versuch von Babuchin kommen wir an anderer Stelle noch zurück; hier sei nur bemerkt, dass es sich dabei um eine Entladung des ganzen Organes handelt, wenn ein Zweig der peripheren Verästelung der einzigen Nervenfaser gereizt wurde; es musste also wie bei Kühne's Versuch die Erregung in dem centrifugal leitenden Nerven zunächst centripetal fortgeleitet worden sein, um sich auf alle einzelnen Zweige zu verbreiten (12).

Wenn man den Achsencylinder als homogen auffassen dürfte, so wäre das Ergebniss des Zweizipfelversuches am Sartorius, sowie der analogen Versuche an anderen Muskeln und am elektrischen Organ von Malopterurus sehr klar und einwandfrei. Die Erregung hätte in den aus den Theilungen hervorgegangenen Aesten, die gereizt wurden, den rückläufigen Weg eingeschlagen bis zur Theilungsstelle, von dieser vermuthlich weiter denselben centripetalen Weg in der Stammfaser und nur in den andern zur Peripherie gehenden Theiläsen den normalen centrifugalen. Nun sind aber die Achsencylinder nicht homogen, sondern aus Fibrillen zusammengesetzt, und vieles spricht dafür, dass diese die eigentlich leitenden Elemente sind. Wir können also kein Stück des Nerven als etwas physiologisch Einheitliches betrachten und können oder müssen vielleicht darin so viel isolirte Leitungswege annehmen, als es Fibrillen enthält. Dann würden aber die Resultate des Zweizipfelversuches, wie Kühne ausführt, nur unter einer Reihe von Prämissen als entscheidend für die doppelsinnige Nervenleitung anzusehen sein. Setzt man das Gesetz als gültig voraus, so muss an den Theilungsstellen einer Primitivfaser auch eine Theilung der Achsencylinderfibrillen angenommen werden (Kühne). Als M. Schultze die Remak'sche Lehre von der fibrillären Structur des Achsencylinders neu zu begründen suchte, war er bekanntlich zu der entgegengesetzten Ansicht gelangt: die Nervenfasern sollten nach ihm schon sämmtliche für die peripherische Ausbreitung bestimmte Fibrillen enthalten, so dass in den Theilungen der Achsencylinder nur eine Auffaserung oder ein Abbiegen, aber keine wirklichen Fibrillentheilungen vorkämen. Indessen sprechen gegen diese Anschauung viele Thatsachen. Wo immer Nerventheilungen vorkommen, steht die Summe der Faserquerschnitte an der Peripherie in auffälligem Missverhältniss zur Grösse des Querschnittes der Stammfaser; man braucht nur an den schmächtigen Achsencylinder der einzigen Faser des elektrischen Nerven beim Zitterwels zu denken, und das Areal, das die ungeheure Zahl seiner Theiläste im Querschnitt zusammengelegt bedecken würde (G. Fritsch berechnet die Zunahme auf das 346 760fache!), um über dieses Missverhältniss nicht im Zweifel zu sein, oder nur irgendeinen an Nerventheilungen reichen Muskel anzusehen, um sich zu vergewissern, dass der Querschnitt der Stammfaser

schon von der Summe der Querschnitte der nächsten Theilfasern erheblich übertroffen wird. Da dies nicht von einer Zunahme der Markrinde herrührt, wie ohne Weiteres ersichtlich, so müssen es die Achsencylinder sein, und es bleiben somit nur zwei Möglichkeiten übrig, um die Schultze'sche Ansicht aufrecht zu erhalten: die Fibrillen müssten entweder nach der Peripherie hin dicker werden, oder es müsste ihre Zahl auf Kosten des Stromas abnehmen, was sich Beides nicht nachweisen lässt (Kühne).

Das Studium der Nervenerregung wird ausserordentlich erschwert durch den Umstand, dass der Erregungsvorgang mit keinerlei unmittelbar sinnlich wahrnehmbaren Veränderungen des Nerven verknüpft ist. Man ist durchaus auf die am Wirkungsende des Nerven eintretenden Veränderungen angewiesen, unter denen sich vor Allem die Muskelcontraction als ein überaus feines und empfindliches Reagens auf die jeweiligen Zustandsänderungen des Nerven erweist. Der Muskel, besonders der quergestreifte, ist der sicherste Index der Nervenerregung, und daher sind fast alle Kenntnisse über die physiologischen Eigenschaften der peripheren Nervenfasern aus Versuchen an motorischen Nerven abgeleitet. Reizt man irgend einen motorischen Nerven, so fällt vor Allem die ausserordentlich rasche Reaction des Muskels auf, die bei beliebigem Abstand der gereizten Stelle vom Muskel kein merkliches Intervall zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn der Contraction erkennen lässt. Man hatte sich daher auch früher vielfach übertriebene Vorstellungen von der Geschwindigkeit der Fortleitung jener Veränderungen im Nerven gemacht und dieselbe geradezu für unmessbar gehalten.

Fig. 161. Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im motorischen Froschherzen nach Helmholtz (Methode von Pouillet).

Helmholtz (13) gelang es zuerst, die Geschwindigkeit der Nervenleitung zu messen, und er bediente sich hierzu zunächst der Pouillet'schen Zeitmessungsmethode (Fig. 161), wobei mittels einer Wippe im Momente der Reizung durch Oeffnung bei C ein Kettenstrom bei P geschlossen und durch die beginnende Contraction des Muskels bei B wieder geöffnet wird; während der kurzen Zwischenzeit wirkt derselbe auf ein Galvanometer G und bewirkt eine merkliche Ablenkung des Magneten, deren Grösse der Schliessungsdauer proportional ist. Wird nun einmal eine vom Muskel entferntere (a) und dann eine demselben möglichst nahe (b) gelegene Nervenstelle gereizt, so ist ersteren Falles die Ablenkung grösser. Aus der beobachteten Differenz ergiebt sich die Zeit der Fortpflanzung der Erregung von der ferneren (centralen) Reizstelle zu der näheren (peripheren). Dasselbe Ziel erreichte Helmholtz später in noch einfacherer Weise durch graphische Verzeichnung der Muskelzuckungen bei Reizung an zwei möglichst von ein-

ander entfernten Stellen des Nerven. Der Unterschied der Latenzstadien der beiden gegen einander merklich verschobenen, sonst aber congruenten Curven (Fig. 162) entspricht wieder der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in der zwischenliegenden Nervenstrecke. Dieselbe beträgt für motorische Froschnerven bei Zimmertemperatur etwa 27 m in der Secunde. Nach derselben Methode am Menschen (Muskeln des Daumenballens) angestellte Versuche ergaben einen wesentlich höheren Werth (34 m). Bemerkenswerth sind ferner Beobachtungen von Chauveau an Nerven glatter Muskeln bei Säugethieren, aus denen hervorzugehen scheint, dass hier die Leitungsgeschwindigkeit viel geringer ist, als bei den Nerven quergestreifter Muskeln. Er fand dieselbe kaum 8 m in der Secunde. Noch geringer scheint die Leitungsgeschwindigkeit in den marklosen Nerven mancher Wirbellosen zu sein, selbst wenn dieselben mit quergestreiften Muskeln in Verbindung stehen. Frédéricq und Vandervelde (15) fanden je nach der Temperatur (10—20° C.) 6—12 m an den Scheerennerven des Hummers, während Fiek die Fortpflanzungsgeschwindigkeit an den Verbindungsnerven von Anodonta auf nur 1 cm in

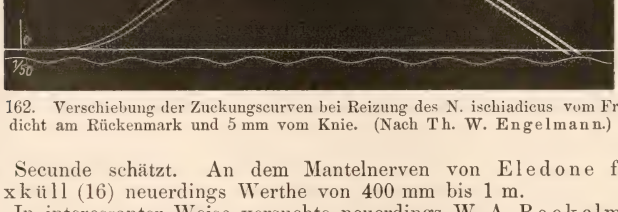


Fig. 162. Verschiebung der Zuckungscurven bei Reizung des N. ischiadicus vom Frosch dicht am Rückenmark und 5 mm vom Knie. (Nach Th. W. Engelmann.)

der Secunde schätzt. An dem Mantelnerven von Eledone fand Uexküll (16) neuerdings Werthe von 400 mm bis 1 m.

In interessanter Weise versuchte neuerdings W. A. Boekelman (17) die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in den marklosen Fibrillen der Cornea bei Fröschen zu bestimmen, indem er den zeitlichen Unterschied im Eintreten einer durch mechanische oder elektrische Reizung ausgelösten Reflexbewegung (Retractio bulbi) bestimmte, wenn einmal das Centrum und dann die Peripherie der Hornhaut gereizt wurde. Es ergaben sich Werthe von derselben Ordnung, wie an den markhaltigen Fasern der Stämme, eine Thatsache, die mit Rücksicht auf die Frage, ob die peristaltischen Bewegungen glattmuskeliger Organe auf Nervenleitung oder auf directer Uebertragung der Erregung von Zelle zu Zelle beruhen, nicht ohne Belang ist.

Aus allen vorliegenden Bestimmungen ergiebt sich das wesentliche und wichtige Resultat, dass der Nervenprocess sich mit einer verhältnissmässig geringen Geschwindigkeit, jedenfalls mit einer ohne Vergleich geringeren als etwa Licht oder Elektricität, fortpflanzt. Wenn es sich, wie nicht zu bezweifeln ist, um die Fortleitung einer materiellen, ehemischen Veränderung des Substrates (der Achsencylindersubstanz) handelt, so wird die qualitative Beschaffenheit des letzteren den Leitungsvorgang voraussichtlich wesentlich beeinflussen. In der That ist die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von verschiedenen physiologischen Zuständen des Nerven seit lange bekannt. Schon

Helmholtz hatte bei seinen Untersuchungen an motorischen Froschnerven eine sehr beträchtliche Verlangsamung der Nervenleitung durch Kälte beobachtet. Ebenso fanden Frédéricq und Vandervelde die Geschwindigkeit der Nervenleitung im Hummernerven sehr von Jahreszeit und Temperatur abhängig. Es verhält sich also der Nerv in dieser Beziehung ganz analog wie der Muskel und wohl jedes reizbare Plasma. Man wird in dieser Uebereinstimmung einen neuen Beweis dafür erblicken dürfen, dass das, was im Nerven fortgepflanzt wird, wohl eine Veränderung ähnlicher Art ist, wie in jedem anderen reizbaren, leitungsfähigen Plasma, d. h. ein mit Stoffverbrauch verknüpfter chemischer Process. Es erscheint diese Bemerkung mit Rücksicht auf gewisse später zu erwähnende Thatsachen und Erwägungen nicht unwesentlich.

Auch durch anhaltenden Druck und Compression des Nerven kann das Leitungsvermögen eine tiefgreifende Schädigung erfahren, wobei es bemerkenswerth ist, dass dies, wie es scheint, bei motorischen und sensiblen Fasern in verschiedenem Grade der Fall ist, indem nach den Einen (Lüderitz 18) die Drucklähmung sich früher an den ersteren, nach Anderen dagegen (Zederbaum 19) an den letzteren bemerkbar macht.

Sehr bemerkenswerth und von grossem theoretischen Interesse ist die Einwirkung der Anästhetica auf das Leitungsvermögen der Nerven. Es wurde schon bei Besprechung der Aetherwirkung auf Muskeln hervorgehoben, dass dabei vor Allem das Leitungsvermögen und später erst die Contractilität, zuletzt aber die örtliche Erregbarkeit erlischt. Die letztere äussert sich durch gewisse secundärelektromotorische Erscheinungen (u. a. den positiven Polarisationsstrom), sowie auch durch den Demarcationsstrom noch zu einer Zeit, wo die Contractilität bereits völlig aufgehoben ist. Auch beim Nerven scheint das Leitungsvermögen bei Einwirkung von Aether, Chloroform, Alkohol u. s. w. in erster Linie zu leiden, wie sich ohne Weiteres aus dem Fortbestehen des Nervenstromes bei aufgehobenem Leitungsvermögen ergiebt, wenn man diesen in dem früher erörterten Sinne als Ausdruck einer localen Dauererregung auffassen darf. Nach einer zuerst von Grünhagen (20) angewendeten Methode lässt sich örtlich jederzeit leicht das Leitungsvermögen eines Nerven aufheben, indem man die Narcose auf das untere Ende eines frei präparirten Froschiadicus beschränkt, derart, dass der Nerv durch ein Glasrohr hindurchgezogen wird, welches das centrale Schnittende freilässt und an beiden Enden bis auf eine kleine, zum Durchziehen des Nerven geeignete Stelle verschlossen ist. In den Mantel des Rohres sind 3 andere Glasröhren eingeschmolzen; zwei dienen zur Zu- und Ableitung der Gase oder Dämpfe, die dritte zur Einführung von Elektroden; auf genau gleichen Elektroden ruht die centrale Nervenstrecke. Stets lässt sich dann ein Stadium der Narcose constatiren, wo selbst stärkste Reizung oben wirkungslos bleibt, während eine bedeutend schwächere unten (d. h. im Röhrchen) noch erregt. Schliesslich tritt natürlich auch hier Lähmung ein. Durch Einblasen von Luft lässt sich der normale Zustand wieder herbeiführen. Es ist also unter diesen Umständen das Leitungsvermögen des Nerven bei erhaltener, ja anfangs sogar gesteigerter örtlicher Erregbarkeit der narcotisirten Strecke erloschen, ein Zustand, der, wie erwähnt, beim Muskel unter ähnlichen Verhältnissen zur

Regel gehört. Auch bei diesen Versuchen machen sich, wie neuerdings Pereles und Sachs (21) gezeigt haben, Verschiedenheiten zwischen den centripetal und centrifugal leitenden Nervenfasern eines gemischten Nervenstammes (Ischiadicus) bemerkbar. Bestimmt man zunächst den Minimalreiz, der oberhalb der zu narcotisirenden mittleren Nervenstrecke eine Bewegung der Pfote auslöst, und andererseits die Reizstärke, bei welcher von der Schwimmhaut aus mit Sicherheit eine reflectorische Bewegung des betreffenden Beines vermittelt wird, so zeigt sich als Folge der Narcose regelmässig ein früheres Schwinden der reflectirten als der direct ausgelösten Bewegung. Noch einwandfreier ergiebt sich dasselbe Resultat aus analogen Versuchen, bei welchen jedesmal der Nervenstamm, einmal oberhalb, dann unterhalb der ätherisirten Strecke, tetanisirend gereizt wurde. Stets fällt auch hier zuerst die bei Reizung der unteren Stelle durch centripetale Leitung einer sensiblen Erregung verursachte Unruhe des Körpers weg, während noch Bewegungen der Pfote von oben her zu erzielen sind, obschon der hierzu erforderliche Reiz von vornherein schwächer ist, als der andere. „Bei localer Narcotisirung des Froschischiadicus erlischt zunächst die Leitungstähigkeit der sensiblen, später die der motorischen Nervenfasern; beim Erwachen aus der Narcose werden die motorischen Fasern früher leitungsfähig, als die sensiblen."

Eine genauere Untersuchung zeigt, dass beim Nerven unter Umständen das Verhältniss zwischen Erregungsleitung und Erregung sich auch noch in anderer Weise und in anderem Sinne ändern kann. Schon Grünhagen (l. c.) beobachtete, dass in einem gewissen Stadium der Narcose mit Kohlensäure die örtliche Erregbarkeit der betreffenden (peripher gelegenen) Nervenstrecke schon sehr bedeutend herabgesetzt sein kann, während der Erfolg der Reizung der nicht vergifteten Nervenstrecke zur selben Zeit unverändert bleibt, obschon der in ihr ausgelöste Erregungsvorgang sich durch die narcotisirte Strecke fortpflanzen musste. Aehnliche Versuche wurden auch später von Szpilmann und Luchsinger, Hirschberg, Efron, Gad und Sawyer, Goldscheider und neuerdings in ausgedehntem Maasse von G. Piotrowsky (22) angestellt. Es ergab sich vor Allem die bemerkenswerthe Thatsache, dass bei localer Einwirkung von Alkoholdämpfen (resp. Aether oder Chloroform) in der Regel zuerst und in viel höherem Grade das Leitungsvermögen an der betreffenden Nervenstelle sinkt, ehe die Reizbarkeit merklich beeinträchtigt erscheint, während die Kohlensäure, sowie auch Kohlenoxyd umgekehrt zunächst das Leitungsvermögen ganz unverändert lässt, während die locale Erregbarkeit rasch vernichtet wird. Es sind diese Beobachtungen um so auffallender, als sie der nächstliegenden und geläufigen Anschauung zu widersprechen scheinen, dass Reizbarkeit und Leitungsvermögen in einem derartigen Verhältniss zu einander stehen, dass, wenn jene vermindert wird, auch dieses abnimmt, und umgekehrt. Man muss sich doch offenbar vorstellen, dass die Fähigkeit der Nervenfasern, die Erregung zu leiten, und andererseits, an jeder beliebigen Stelle ihres Verlaufes durch äussere Einwirkungen (Reize) in Erregung versetzt zu werden, nur verschiedene Ausdrucksweisen derselben fundamentalen Eigenschaft der Nervensubstanz und in Folge dessen untrennbar mit einander verbunden seien.

Die natürlichste Folgerung hieraus würde, um mit Hermann zu reden, die sein, dass bei der Leitung der Process der Erregung sich fortwährend wiederholt, dass jedes Theilchen des Nerven in den gleichen Zustand geräth, mag es von dem im Nerven entlang laufenden Vorgang ergriffen oder direct durch einen äusseren Reiz erregt werden, so dass ein Leitungsvorgang erst von ihm seinen Ausgang nimmt.

Die Nervenleitung ist nach dieser Anschauung, wie jeder Leitungsvorgang innerhalb einer irritablen Substanz, nichts weiter, als eine Uebertragung der Erregung von Theilchen zu Theilchen und wird deshalb auch als Fortpflanzung des Erregungsvorganges bezeichnet.

Von verschiedener Seite wurde demgegenüber die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit betont, dass Reizbarkeit (Aufnahmsfähigkeit) und Leitungsvermögen des Nerven von einander getrennte und in keinem ursächlichen Zusammenhang stehende Eigenschaften desselben seien. Die erste genauere, hierhergehörige, physiologische Beobachtung stammt von H. Munk (23), der beim Verfolgen der mit dem Absterben des Nerven verbundenen Reizbarkeitsveränderungen am Nerv-Muskelpräparat vom Frosch fand, dass die Hauptverästelungsstellen des N. ischiadicus gegen die stärksten elektrischen Reize unempfindlich geworden sein können zu einer Zeit, wo der Muskel auf viel schwächere, weiter central am Nerven angebrachte Reize noch kräftig zuckt. Allgemeinere Beachtung hat dann eine Angabe von Erb (24) gefunden, welcher beobachtete, dass nach Quetschung des N. ischiadicus beim Frosch oder Kaninchen zur Zeit, wenn die Regeneration angefangen hat, und die geschädigte Extremität schon wieder normal vom Thiere bewegt wird, die gequetscht gewesene und in Regeneration begriffene Nervenstelle selbst noch unempfindlich für elektrische Reize ist. Hierher zählen ferner auch die verwickelteren und später näher zu erörternden Erfahrungen am Rückenmark, durch welche M. Schiff zur Aufstellung seiner Lehre von der „ästhesodischen" und „kinesodischen", direct nicht reizbaren, wohl aber leitungsfähigen Nerven-Substanz geführt wurde. Vor Allem aber waren es die schon erwähnten Erfahrungen von Grünhagen, Efron, Gad-Sawyer, Goldscheider und Piotrowsky über die Erfolge localer Narcose motorischer Nerven, welche in neuerer Zeit sehr bestimmt die Ansicht auftreten liessen, dass die beiden Vorgänge der Reizaufnahme und der Reizleitung von einander zu trennen sind. In der That scheint die Thatsache, dass eine periphere, (mit $C\Theta_2$) narcotisirte Nervenstrecke unerregbar wird und doch die von einer centraleren Stelle kommende Erregung durchlässt, kaum einer anderen Deutung fähig, als der, dass Erregbarkeit und Leitungsvermögen unabhängig von einander sich ändern können.

Darf man den mit dem Erregungszustand verbundenen Vorgang in einem Nervenelement als den Reiz betrachten, durch welchen das in der Längsrichtung nächstgelegene Element erregt wird, so erscheint die Leitungsfähigkeit dann als Empfindlichkeit der Nervenelemente gegen gewisse Einflüsse, welche auf dieselben in der Längsrichtung einwirken. Man kann mit Gad diese Empfindlichkeit als „Längslabilität" bezeichnen. Nun ist es leicht denkbar, ja wahrscheinlich, dass der Reiz, welchen die Nervenelemente selbst auf einander ausüben, wenn auch vielleicht mit einem äussern Reize nahe verwandt, oder identisch, doch günstigere Bedingungen findet, als letzterer. Diese Annahme (vergl. Hermann's Handbuch II. 1. p. 187) lässt es dann begreiflich erscheinen, dass in einem gewissen Stadium der

localen Narcose die örtliche Anspruchsfähigkeit schon wesentlich gesunken sein kann, während in Folge des Vorherrschens der „Längslabilität“ das Leitungsvermögen noch intact erscheint (Grünhagen's CO_2-Versuch); unter andern Umständen (wie bei Alkoholbehandlung) nimmt dagegen, wie auch regelmässig beim Muskel, die directe Erregbarkeit viel langsamer ab, als das Leitungsvermögen. Mit Rücksicht auf das eben Gesagte wird man das Verhalten kaum im Sinne von Szpilmann und Luchsinger so deuten dürfen, dass hier die von einer ferneren, normalen Stelle ausgehende Erregung durch eine längere, gelähmte Strecke hindurchgehen muss und daher an Intensität verliert. Aber auch die von Gad geäusserte Anschauung einer verschiedenen Beeinflussung der Längs- und Quererregbarkeit der Nerven scheint hauptsächlich aus dem Grunde unannehmbar, weil, wie ich glaube, an der Unerregbarkeit des Nerven für reine Querdurchströmung ebensowenig zu zweifeln ist, wie beim Muskel. Zu einer richtigen Auffassung und sicheren Deutung der mitgetheilten Thatsachen wird man wohl erst dann gelangen, wenn genauer bekannt sein wird, wie eigentlich ein erregter Nervenquerschnitt auf den nächstfolgenden als Reiz wirkt. Dass nicht nothwendig der Zustand der Erregung an sich auch schon die Fortleitung des Processes auf die Nachbarquerschnitte bedingt, dafür lassen sich ja zahlreiche Beispiele anführen. Die Localisation der Schliessungs- und Oeffnungsdauercontraction, die durch rein örtliche Veränderungen bedingte „positiv-anodische Polarisation“ des narcotisirten Muskels, das Einschleichen selbst starker Ströme in Nerven und Muskeln zeigen hinlänglich, dass die Art der Entstehung insbesondere der zeitlichen Entwicklung des Erregungsvorganges für die Weiterleitung desselben ganz wesentlich ist. Es wäre ganz wohl denkbar, dass durch verschiedene Substanzen die zeitlichen Verhältnisse der Reizübertragung von Querschnitt zu Querschnitt derart beeinflusst würden, dass die erwähnten Wirkungen erklärbar werden.

Bei seinen Versuchen an motorischen Froschnerven hatte sich Helmholtz maximaler Reize bedient, oder die Reizgrösse nur soweit an der einen Reizstelle vermindert, dass die Zuckungen gleich gross ausfielen. Aus Untersuchungen, welche er später mit Baxt (14) am Menschen bei Erregung der Muskeln des Daumenballens durch Reizung des N. medianus an 2 verschiedenen Orten anstellte, schien sich zu ergeben, dass das Latenzstadium bei Reizung der entfernteren Nervenstrecke regelmässig kleiner ausfällt bei stärkerer Reizung, während an der nahen Nervenstelle kein erheblicher Einfluss der Reizstärke vorhanden ist. Hieraus würde folgen, dass stärkere Erregungen sich schneller im Nerven fortpflanzen, als schwächere. Diese Ansicht fand in späteren Untersuchungen von Valentin, Troitzky und Wundt eine Stütze, während Rosenthal und Lautenbach behaupten, dass die Leitungsgeschwindigkeit von der Reizstärke unabhängig ist. Aus einer neueren, ausführlichen Untersuchung von M. v. Vintschgau (25) ergiebt sich, dass, „wenn man den (Frosch-) Nerven an 2 verschiedenen Stellen mit jenen Reizstärken (Inductionsschlägen) zu erregen anfängt, welche die erste oder nahezu die erste maximale Zuckung verursachen, und zu immer stärkeren Reizen übergeht, ein Reizstärkeintervall vorhanden ist, innerhalb dessen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung keine wesentliche Aenderung erfährt“. Sobald aber die Reizstärke eine gewisse obere Grenze überschritten hat, nimmt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung

mit dem weiteren Verstärken des Reizes zu bis zur Unmessbarkeit. Auch A. Fick (26) fand am marklosen Verbindungsnerven von Anodonta, dass sich ein starker Reiz in den Nervenfasern rascher fortpflanzt, als ein schwacher, und S. Fuchs (27) gelangte neuerdings zu demselben Resultate bei Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im marklosen Mantelnerven von Eledone.

Es erscheint hier am Platze, die Frage zu erörtern, ob und welchen Einfluss die Einschaltung gangliöser Elemente in den Verlauf von Nervenfasern auf die Fortleitung der Erregung besitzt.

Bei Reizung motorischer Fasern ausserhalb des Centralorganes kommt natürlich diese Frage kaum in Betracht; hier kann es sich höchstens darum handeln, zu untersuchen, ob die Uebertragung der Erregung vom Nerven auf den Muskel eine erhebliche Verzögerung der Leitung bedingt oder nicht. Nach später zu erwähnenden Untersuchungen von Bernstein scheint dies in der That der Fall zu sein.

Von grösster Bedeutung und stets zu berücksichtigen ist dagegen die Einschaltung von Ganglienzellen bei allen Reizversuchen, wo entweder Theile eines Centralorganes direct oder unter Vermittlung centripetalleitender Nerven erregt werden. Den anscheinend einfachsten Fall hat S. Exner (28) seinerzeit untersucht, wobei es sich nur um die Frage handelte, ob in einem Spinalganglion schon durch Einschaltung einer einzigen Ganglienzelle eine merkliche Veränderung der Leitungsgeschwindigkeit bewirkt wird. Es ist klar, dass, wenn die Zeit, welche auf den Durchgang der Erregung durch das Ganglion entfällt, erheblich länger ist, als die bekannte Leitungszeit durch ein gleich langes Stück gewöhnlicher Nervenfaser, daraus zu folgern sein würde, dass Schaltstücke eigener Art angebracht sein müssen. Die einzigen histologischen Elemente der Ganglien, welche als solche Schaltstücke aufgefasst werden können, sind aber die Nervenzellen. Die Verhältnisse liegen hier noch viel einfacher, als im Centralnervensystem, wo man ja ebenfalls, wie gleich zu zeigen sein wird, die Uebertragungszeit von Erregungen vielfach als Beweis für das Vorhandensein besonderer, in den Verlauf der einfachen Leitungsbahnen eingeschalteter Glieder benutzt hat, wo aber die Verzögerung der Erregungsleitung nicht nur auf Nervenzellen, sondern auch auf das möglicherweise dort vorhandene Nervennetz bezogen werden kann. S. Exner, welcher sich die Aufgabe stellte, die Zeit zu bestimmen, welche die centripetalen Erregungswellen für den Durchgang durch die Spinalganglien des Frosches brauchen, versuchte mittels des Bernstein'schen Rheotomes an seinem Objecte (bestehend aus Ischiadicus, Ganglion und hinterer Wurzel) die Zeit zwischen der Reizung des Ischiadicus und dem Eintreffen der negativen Schwankung in den hinteren Wurzelfasern zu messen, welche zum Galvanometer abgeleitet waren. Er erhielt Zahlen, welche innerhalb der von Bernstein für die Geschwindigkeit in gewöhnlichen peripheren Nerven gefundenen Werthe lagen, und schloss daraus, dass im Ganglion keine Verzögerung der Leitung stattfindet. Doch lässt das Rheotomverfahren mancherlei Einwände zu. Wundt (29) hatte schon vor Exner dieselbe Frage zu lösen versucht, indem er den Einfluss der Spinalganglien auf die Reflexreizbarkeit prüfte. Zuckungscurven, welche von Muskeln des einen Beines (beim Frosch) aufgeschrieben wurden, wenn auf der anderen Seite einmal der

Ischiadicusstamm und dann eine hintere Wurzel jenseits des Ganglions (zwischen diesem und Rückenmark) gereizt wurde, liessen stets einen merklichen Unterschied der Latenzzeit, entsprechend einer durch das Ganglion bewirkten Verzögerung der Leitung erkennen. Nach Exner hat noch Gad (30) an dem beim Kaninchen in den Verlauf des Vagus eingeschalteten Ganglion jugulare entsprechende Versuche angestellt. Als Reaction, deren Eintrittszeit bestimmt werden sollte, diente die durch Vagusreizung zu erzielende reflectorische Beeinflussung der Athembewegung. Die einzige Bedingung, welche variirt werden sollte, war die Applicationsstelle des Reizes, einmal central und einmal peripher vom Ganglion. Die Athembewegungen wurden in üblicher Weise graphisch verzeichnet, und um die äusseren Bedingungen für den jeweiligen Zustand des Centrums bei den einzelnen Prüfungen möglichst gleich zu haben, wurde entweder Apnoe herbeigeführt, oder es wurde Sorge getragen, die Reize in möglichst gleichen Athemphasen einwirken zu lassen. Bei diesen Versuchen ergab sich für die Reactionszeit bei Reizung peripher vom Ganglion

0,123 Sec. (Mittel aus 148 Versuchen)
central vom Ganglion 0,087 - (- - 97 -)
Differenz 0,036 Sec.

Von Interesse für die hier vorliegende Frage sind auch neuere Beobachtungen von v. Uexküll (16) über die Function des Ganglion stellatum bei Eledone moschata, von welchem seitlich eine grössere Anzahl von Nerven ausstrahlen (Stellarnerven), welche die Mantel- und Hautmusculatur versorgen. „Bei Reizung der Stellarnerven kommt sofort die zunächst liegende Musculatur in Thätigkeit und dann nach und nach die entferntere im Tempo der Leitungsgeschwindigkeit der Nerven. Bei Reizung vor dem Ganglion wird die Contraction der nächstliegenden Musculatur verzögert, was durch den sanfteren Anstieg der Curve ausgedrückt wird. Dafür ist aber der Curvengipfel spitzer, was darauf hinweist, dass der Gesammteffect aller Muskeln auf eine kürzere Zeit zusammengedrängt ist. Demnach scheint das Ganglion stellatum eine Art Correctur für die langsame Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu liefern, indem es die Musculatur des Mantels befähigt, mehr synchronische und daher effectvollere Bewegungen auszuführen."

Wenn sich so aus dem bei örtlich verschiedener Reizung zu beobachtenden Unterschied der Reflexzeiten Anhaltspunkte für die Beurtheilung des Einflusses ergeben, welchen in den Verlauf von Nervenfasern eingeschaltete Ganglienzellen auf den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges ausüben, so zeigt dies nicht minder auch das Verhalten der Reflexzeit an sich. Eine Reflexbewegung, d. i. ein Bewegungsvorgang im Muskelapparate in Folge eines centripetal geleiteten Reizes, kommt bekanntlich nur zu Stande, wenn die centripetale Bahn, auf welche zunächst der Reiz wirkt, mit der motorischen Bahn durch einen Theil des Centralnervensystemes in Verbindung steht. Bei den Wirbellosen sind es die einzelnen Ganglien, bei den Wirbelthieren vor Allem das Rückenmark und die Oblongata, wo sich diese Reflexvorgänge abspielen. Im Jahre 1855 machte Helmholtz die Mittheilung, dass die Zeit, die zwischen dem Augenblick der Reizung und dem Eintritt der Bewegung quergestreifter Muskeln auf reflectorischem Wege vergeht, 10—12 mal länger ist, als die Zeit, welche

zur Leitung in peripheren Nerven von ungefähr gleicher Länge erforderlich sein würde. Es ist dabei vorausgesetzt, dass die Leitungsgeschwindigkeit in den motorischen und sensiblen Nerven annähernd oder ganz gleich sei, was ja nach den vorliegenden Versuchen in der That der Fall zu sein scheint.

Die Zeitdauer eines ganzen Reflexvorganges summirt sich im Wesentlichen aus drei Bestandtheilen: 1) die Zeit, welche die Leitung im centripetalleitenden Nerven vom Reizorte bis zum centralen Ende braucht; 2) die Zeit, welche verstreicht vom Eintreffen der Erregung im Centrum bis zur Uebertragung derselben auf das centrale Ende des centrifugalleitenden (motorischen) Nerven; es ist dies die eigentliche „Reflexzeit" („reducirte Reflexzeit" Exner's). Endlich 3) die Zeit, welche die Erregung braucht, um den motorischen Nerven zu durchlaufen und im Muskel die Contraction hervorzurufen.

Die für die Leitungsgeschwindigkeit im Froschnerven gewöhnlich angenommene Zahl von etwa 27 M. p. Sec. stellt nun freilich, wie schon erwähnt, keinen ganz invariablen Werth dar; auch sind die Untersuchungen von Helmholtz unter der Voraussetzung angestellt, dass die Erregungsleitung mit constanter Geschwindigkeit erfolgt, was keineswegs sichergestellt, ja nicht einmal wahrscheinlich ist. Es würde daher jene Zahlenangabe für die Reflexzeit nur eine obere Grenze bedeuten, und für längere Nerven, als sie thatsächlich zur Verfügung stehen, würde man wahrscheinlich geringere Geschwindigkeiten finden. Aber selbst wenn man eine derartige Annahme macht, so bleibt dennoch die von Helmholtz beobachtete Thatsache unanfechtbar: Es wird der Erregungvorgang, während er durch das Rückenmark von den sensiblen Fasern zu den motorischen gelangt, auffallend verzögert, was wohl seinen Grund wesentlich in einer besonderen Beschaffenheit der nervösen Zellenelemente haben dürfte, wodurch sie sich von ihren Ausläufern, den Nervenfasern, unterscheiden, und es lässt sich dieser Unterschied vielleicht am besten so ausdrücken, dass man sagt, es bestehe im nervösen Centralorgan für die Fortpflanzung der Erregung ein viel grösseres Hinderniss, als in den sensiblen oder motorischen peripheren Bahnen.

Wie die Leitungsgeschwindigkeit in den peripheren Nerven, so ist, nur noch in viel höherem Maasse, auch die Reflexzeit als Ausdruck der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung innerhalb der Centralorgane von sehr verschiedenen Umständen abhängig und daher äusserst variabel.

Vor Allem kommt es auf die Länge des Weges innerhalb des Centralorganes oder, wie man das vielleicht auch ausdrücken darf, die Zahl der zu durchsetzenden Ganglienzellen an. Hierbei muss ein Umstand erwähnt werden, durch den sich die centrale Erregungsleitung ganz wesentlich von der peripheren unterscheidet und zugleich äusserst verwickelt gestaltet. Jedes Centralorgan besteht bekanntlich aus einer Vielheit von Nervenzellen mit centripetalen und centrifugalen Fasern. Würde nun das Gesetz der isolirten Leitung auch innerhalb des Centrums strenge gelten, und bliebe jede Leitungsbahn ähnlich isolirt, wie im peripheren Verlauf der Nerven, so würde jede Erregung von Seite einer zuleitenden Nervenfaser auch immer nur eine einzige, bestimmt localisirte Wirkung haben können, die unter keinen Umständen sich ändern könnte. Denken wir uns andererseits,

dass die Verknüpfungen der verschiedenen Fasern durch Ganglienzellen, die schliesslich eine nähere oder entferntere Verbindung aller Gebiete des Centralorganes herstellen, die Leitung nach allen Richtungen mit gleicher Leichtigkeit gestatteten, so würde eine irgendwo im Centralorgan ankommende Erregung diffus irradiiren, ohne eine bestimmte localisirte Wirkung hervorbringen zu können. Weder das Eine noch das Andere ist aber in Bezug auf die Reflexbewegungen wirklich zutreffend, deren Eigenthümlichkeiten bereits in scharf ausgeprägter Weise bei niederen wirbellosen Thieren hervortreten. Immer handelt es sich um coordinirte Bewegungen, d. i. solche, die lediglich durch die Thätigkeit einer bestimmten Anzahl und in einer bestimmten Weise gruppirter Muskeln zu Stande kommen. Am klarsten tritt dies hervor bei den Reflexbewegungen im engeren Sinne, d. i. jenen Bewegungen, welche durch quergestreifte Skelettmuskeln nach Reizung sensibler Nerven unter Vermittlung eines Centralorganes bewirkt werden.

Drückt man das Ende einer Zehe bei einem geköpften Frosch, so wird das betreffende Bein angezogen, worauf wieder Ruhe eintritt. Es ist dies eine typische, durch das Rückenmark vermittelte Reflexbewegung. Die Erregung, einwirkend auf sensible Nerven der Haut, pflanzt sich von der Peripherie centralwärts bis zum Rückenmark fort und giebt Anlass zu einer in umgekehrter Richtung verlaufenden Erregung, welche vom Rückenmark ausgehend gewisse Muskeln des betreffenden Gliedes erregt. Hier, wie in allen ähnlichen Fällen, muss man eine Irradiation und zwar eine ganz bestimmte Irradiation der Erregung im Centralorgan annehmen, denn es ist offenbar die Zahl der erregten motorischen Nervenfasern eine unverhältnissmässig grössere, als die Zahl der primär erregten sensiblen Fasern. Ein Stich oder eine möglichst begrenzte Berührung der Haut mit der feinsten Nadelspitze genügt, um eine sehr grosse Zahl von Muskeln gleichzeitig in Contraction zu versetzen, und wie wir etwa bei einer reizbaren Mimose aus der einer localen Reizung folgenden, weitverbreiteten Reaction auf eine Weiterleitung der Erregung innerhalb bestimmter Bahnen schliessen dürfen, so müssen wir auch in dem ersterwähnten Falle eine functionelle Verkettung jeder einzelnen sensiblen Nervenfaser mit vielen motorischen Fasern innerhalb des Centralorgans annehmen; denn jede Möglichkeit der Uebertragung hört auf, sobald das letztere zerstört ist. Das Gesetz der isolirten Leitung, im Gebiete des peripheren Nervensystems allgemein giltig, gilt also nicht für den Reflexvorgang. Auf Grund von Thatsachen, die früher schon erörtert wurden, darf man behaupten, dass, wenn es möglich wäre, eine einzige Primitivfaser eines motorischen Nervenstammes isolirt zu reizen, eben nur die von dieser Faser versorgten Muskelfasern sich contrahiren würden, und ein Gleiches gilt von den sensiblen Nervenfasern bis zum Eintritt ins Centralorgan. Bei einer Reflexbewegung ist dies anders; hier überträgt sich die Erregung einer einzigen oder weniger sensibler Fasern unter Vermittlung des Centralorganes auf eine Vielheit von motorischen Elementen. Es liesse sich aber immer noch einwenden, dass der jeweils zu beobachtenden, bestimmten Irradiation der Erregung auch eine feste und unabänderliche anatomische Verknüpfung gewisser centripetalleitender Nervenfasern mit gewissen centrifugalleitenden zu Grunde liegt. Allein auch diese Vorstellung lässt sich leicht als eine unbegründete erweisen. Zunächst ist die

Stärke des peripheren Reizes von wesentlichem Einfluss auf die Grösse der Irradiation. So sieht man, wenn der sensible Reiz grösser wird, bei einem geköpften Frosch Reflexbewegungen in beiden Hinterbeinen und schliesslich auch in den Vorderbeinen und am Rumpfe auftreten. Dann handelt es sich um eine Irradiation der Erregung fast über das ganze Rückenmark, und fast alle motorischen Nerven, welche aus diesem Theil des Centralorganes entspringen, gerathen reflectorisch in Erregung. Aber auch dann noch sind die Bewegungen durchaus coordinirt, d. i. die Gruppen der gleichzeitig erregten motorischen Fasern sind stets physiologisch zusammengehörige.

Es ist leicht verständlich, dass unter diesen Umständen die Uebertragung der Erregung auf entferntere Muskeln eine längere Zeit beansprucht. Bestimmt man die Reflexzeit für einen Muskel derselben und den analogen der anderen Seite bei Reizung einer gewissen Hautstelle, so ist die Reflexzeit im letzteren Falle grösser als im ersteren. Die Grösse dieses Betrages wird die Zeit der Querleitung genannt. Geringer scheinen die Widerstände in der Längsrichtung des Rückenmarkes zu sein. (Wundt 29.)

Am unzweideutigsten wird aber die Eigenart des Leitungsvorganges innerhalb der nervösen Centralorgane bewiesen durch die überaus auffallenden Veränderungen, welche in sehr vielen Fällen durch gewisse Gifte hervorgerufen werden. Es ist seit lange bekannt, dass bei den meisten Wirbelthieren nach Vergiftung mit Strychnin schon auf die leisesten Reize irgendwelcher sensibler Theile die heftigsten uncoordinirten Muskelbewegungen (Krämpfe) auftreten, durch welche bei Warmblütern sehr rasch der Tod herbeigeführt wird. Durch ältere wie neuere Versuche ist es als sichergestellt zu betrachten, dass das Rückenmark für den Strychninkrampf ebenso wie für die Entstehung der Reflexe überhaupt Mitbedingung ist. Weder die peripheren motorischen, noch auch die sensiblen Nerven werden durch das Gift merklich in ihrer Erregbarkeit beinflusst. Es stellt das Strychnin demnach ein specifisches Rückenmarksgift dar.

Die Einverleibung sehr kleiner Dosen (von 0,02—0,04 mgr) bewirkt beim Frosch zunächst keine andere Veränderung als eine deutliche Zunahme der Reflexerregbarkeit. Die Reflexzuckungen treten bei schwächeren Reizen und bei jedem einzelnen Reize mit grösserer Sicherheit als zuvor ein; weder zeigt sich aber in der Dauer der latenten Reizung noch in dem sonstigen Verlauf eine irgend merkliche Abweichung von normalen Reflexzuckungen. Nach etwas stärkeren Dosen geht dann ganz allmählich, während die Dauer der latenten Reizung nach Rosenthal immer mehr abnimmt (Wundt giebt das Gegentheil an), der Verlauf der Zuckung in einen anhaltenden Tetanus über, der schon bei schwächster Reizung eintritt und mit der Verstärkung derselben nur wenig zunimmt. Auf der Höhe der Strychninwirkung tritt bei einem Reize, der eben stark genug ist, um den Reflex auszulösen, sogleich auch schon die Maximalerregung ein. In Bezug auf die Abhängigkeit einer Reflexzuckung von der Stärke der Reizung ist hervorzuheben, dass nur ein ganz enges Intervall der Reizstärken besteht, innerhalb dessen die Contractionsgrösse mit dem Reize wächst; sobald dieser überhaupt im Stande ist, einen Reflex auszulösen, ist dies schon gleich eine ziemlich starke Muskelzuckung, die bei weiterer Verstärkung des Reizes nicht wesentlich mehr zunimmt, während

dagegen die Reflexzeit abnimmt. Nach Rosenthal (31) kann dann bei sehr starker Reizung die Reflexzeit so klein werden, dass von dem ursprünglichen Helmholtz'schen Phänomen gar nichts mehr übrig bleibt und dass, wenn man die Zeit berechnet, welche die Erregung braucht, um von der Reizstelle zum Rückenmark und von diesem zum Muskel zu gelangen, die Summe beider Zeiten ungefähr der wirklich gemessenen Latenzdauer entspricht. Das an sich schon sehr enge Gebiet, innerhalb dessen einer Steigerung der Reize eine merkliche Zunahme des reflectorischen Erfolges entspricht, wird bei stärkerer Strychninvergiftung immer kleiner und zuletzt verschwindend klein (Rosenthal).

Die Erscheinungen, welche man dann an einem derart vergifteten Frosch beobachtet, sind sehr charakteristisch. Wie schon erwähnt, tritt am normalen Reflexapparat selbst bei schwächster Reizung der Hinterpfote eine Beugebewegung der betreffenden Extremität ein, während die Streckmuskeln in Ruhe bleiben. Ganz anders, wenn der Frosch mit Strychnin vergiftet wurde; dann beobachtet man unter allen Umständen starke Contractionen sämmtlicher Muskeln des Beines, und da die Strecker stärker sind, wird das Bein krampfhaft gestreckt. Es fragt sich nun, worauf es beruht, dass der normale coordinirte Beugereflex nach Strychninvergiftung in den uncoordinirten Streckreflex übergeht. Nimmt man statt der gewöhnlichen Dosen viel kleinere (bis zu 0,0001 gr), so sieht man, dass dieselben nicht im Stande sind, den Beugereflex in den Streckreflex überzuführen, obschon sie doch einen Einfluss auf das Rückenmark ausüben, indem ein schwächerer Reiz schon ausreicht, um den Reflex zu bewirken, und indem die Reflexe prompter und sicherer eintreten. Sowie man aber über diese ausserordentlich kleinen Dosen hinausgeht, so treten sehr bald krampfhafte Streckreflexe ein. Der Unterschied ist der, dass bei dem coordinirten Beugereflex zunächst gewisse Bahnen allein reflectorisch angeregt werden, dagegen bei den incoordinirten Streckreflexen alle gleichzeitig, und dass nun die Streckmuskeln kräftiger wirken und die Stellung des Gliedes bedingen. Ist das Rückenmark bis zu einem gewissen Grade mit Strychnin vergiftet, so wird von allen wirksamen, ihrem Orte nach noch so verschiedenen sensiblen Reizen eine gleichzeitige Zusammenziehung aller Skelettmuskeln ausgelöst, als ob sämmtliche Nerven derselben in ein Bündel zusammengefasst gleichzeitig gereizt würden. Kann man sonach während der Strychninvergiftung von jedem beliebigen Empfindungsnerven der Haut aus jeden motorischen Nerven in gleicher Weise erregen, so müssen notwendig auch alle Fortsetzungen derselben innerhalb des reflectirenden Centralorganes (Rückenmark) in gleicher Weise mit einander verkettet sein. Es ist selbstverständlich, dass sich durch die Vergiftung nicht der Bau und Verlauf der centralen Bahnen geändert haben kann, auf welchen sich die Erregung im Rückenmark sonst fortpflanzt. Wir müssen vielmehr annehmen, dass die neuen Beziehungen, in welche die centralen Nervenelemente zu einander getreten sind, aus einer chemischen Aenderung ihrer Substanz abzuleiten sind. Das Strychnin hat somit den Beweis geliefert, dass die Wege, welche die Erregung im unvergifteten Centralorgan einschlägt, nicht darum beschränkte sind, weil sie durch eine bestimmte Anordnung des Faserverlaufes vorgeschrieben werden, sondern nur deshalb, weil der die Er-

regung fortpflanzenden Masse in bestimmten Richtungen eine besondere Beweglichkeit zukommt. Denkt man sich die ganze graue Substanz als ein in sich zusammenhängendes Netzwerk von gleichartigem, erregbarem und leitungsfähigem Plasma, das mit sensiblen und motorischen Nervenfasern in directer Verbindung steht, eine Vorstellungsweise, die freilich durch die neueren histologischen Untersuchungen nicht gestützt wird, so kann man sich das Zustandekommen geordneter, einem bestimmten Reize in immer gleicher gesetzmässiger Weise folgender Reflexbewegungen nur so erklären, dass gewisse „Entladungslinien" bestehen, längs deren die betreffende Erregung normaler Weise fortgepflanzt wird, weil hier geringere Widerstände bestehen, das Plasma erregbarer ist. Man hat die Bahnen, welche eine sensible Erregung, die eine gewisse, bestimmte Reflexbewegung hervorruft, im Rückenmarke einschlägt, oft mit ausgefahrenen Geleisen verglichen, und in gewisser Beziehung trifft dieser rohe Vergleich ja auch zu. Hier drängt sich nun aber die Frage auf: wie ist es zur Bildung des so wunderbar zweckmässig angeordneten Netzes von Entladungslinien gekommen, und weiter, ist es möglich, dass auch während des individuellen Lebens neue Combinationen, neue Erregungsbahnen für Reflexe gebildet werden? Es würde zu weit führen, auf diese Fragen hier näher einzugehen; es sei daher nur bemerkt, dass Grund zu der Annahme vorliegt, dass jede im Centralnervensystem auf irgend einer Bahn ablaufende Erregung auf derselben Spuren hinterlässt, indem sie gewisse, immer schärfer hervortretende, molekulare Veränderungen daselbst hervorruft, welche den abermaligen Ablauf von Erregungen längs derselben Entladungslinien mehr und mehr erleichtern, je öfter die betreffende Erregung sich wiederholt (Exner's „Bahnung"). Diese Voraussetzung erklärt nicht nur die Thatsache, dass sich während des individuellen Lebens neue reflectorische Bewegungscombinationen bilden können, sondern bildet auch den Schlüssel zum Verständniss der Entstehung jener zweckmässigen Reflexe, welche das Individuum als „ererbte Erwerbung" von seinen Vorfahren überkommt.

Wenn durch die vorstehenden Thatsachen erwiesen ist, dass das Gesetz der isolirten Leitung nicht in dem strengen Sinne innerhalb der Centralorgane gilt, wie im Bereiche der peripheren Nerven, so lässt sich auf der andern Seite auch zeigen, dass dasselbe in Bezug auf ein anderes Hauptgesetz gilt, nämlich das der doppelsinnigen Leitung. Es ist bekannt, dass centrifugale (insbesondere motorische) und centripetale Nerven in gesonderten Bündeln (Wurzeln) in's Rückenmark der Wirbelthiere eintreten. Es zeigt sich nun, dass niemals (auch nicht nach Strychninvergiftung) durch centrale Reizung einer durchschnittenen vorderen Wurzel Reflexbewegungen oder Krämpfe ausgelöst werden. Mit Rücksicht auf den Bau des Rückenmarkes müsste hieraus geschlossen werden, dass die Protoplasmafortsätze der Vorderhornzellen, soferne dieselben überhaupt bestimmt sind, Erregungen zu leiten, dies nur in einer Richtung zu thun vermögen. Als eine Eigenschaft dieser Zellen würde dann die Beschränkung der bei gewöhnlichen Nervenfasern doppelsinnigen Erregungsleitung auf eine einzige Richtung anzusehen sein. (J. Gad.) Die neueren Aufschlüsse über den Bau der grauen Substanz und speciell über die anatomische Beschaffenheit des Reflexbogens lassen freilich die ganze Sache in einem anderen Lichte erscheinen. Denn handelt es sich nicht um Continuität der Substanz, sondern nur um Contact zwischen den

Endästchen der zuleitenden Nervenfaser (dem „Endbäumchen“) und der reflectirenden (motorischen) Ganglienzelle, so wird die einseitige Leitung ganz wohl verständlich und ebensowenig wunderbar wie die Thatsache, dass Erregung eines Muskels nicht auch zugleich den motorischen Nerven miterregt.

Höchst bemerkenswerth ist die sehr verschiedene Empfindlichkeit verschiedener Thiere für Strychnin, die wohl auf entsprechende, freilich gänzlich unbekannte Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung der centralen Nervenzellen schliessen lässt. So zeichnen sich unter den Wirbelthieren Meerschweinchen und Hühner durch eine besondere Unempfindlichkeit für Strychnin aus (Leube 32). Vor allem aber lassen die meisten Wirbellosen die charakteristischen Krampferscheinungen, selbst bei Vergiftung mit grossen Dosen, ganz oder fast ganz vermissen. Von Cl. Bernard ist die später vielfach bestätigte Beobachtung gemacht worden, dass die Reflexerregbarkeit wirbelloser Thiere (Krebs, Blutegel) durch Strychnin nicht geändert wird. Sowohl beim Egel wie beim Krebs hatte er jegliches an die Erscheinungen bei Wirbelthieren erinnerndes Erregungsstadium völlig vermisst, vielmehr nur eine rasch eintretende, primäre (centrale) Lähmung gesehen. Krukenberg (33) bestätigte diese Angaben Bernard's, während Yung (34) im Gegentheil an Krebsen heftige, allerdings rasch der Lähmung weichende, tetanische Wirkungen sah. Auch Luchsinger (35) berichtet über Erscheinungen an Wirbellosen (Egel, Krebs) bei Strychninvergiftung, welche er als Reflexkrämpfe deuten zu dürfen glaubt. Allerdings treten dieselben nur unter gewissen Bedingungen auf. Luchsinger bediente sich, wie Krukenberg, des sinnreichen, zuerst von Bernard für den Frosch eingeführten Verfahrens partieller Vergiftung. Ein Egel wird durch 2 Ligaturen in 3 Theile abgetheilt; die Ligaturen sollen die Circulation hemmen, ohne das Bauchmark einzuschnüren. Wird dann in den mittleren Abschnitt Strychnin (0,000 3 gr) injicirt, so hängt nach Luchsinger der Erfolg ganz von der Temperatur ab. Befand sich der Egel vorher einige Zeit im Wasser von etwa 8° C., so zeigt sich keine Spur von Erregungserscheinungen, wogegen die vergiftete Mitte eines vorher bei 25—30° C. gehaltenen Thieres die lebhaftesten Erregungserscheinungen zeigt. „Immerfort laufen Reizwellen von Querschnitt zu Querschnitt, und ist endlich vorübergehend Ruhe eingetreten, so weicht diese sofort wieder wilden Bewegungen, wenn nur ein leiser Hautreiz das Thier trifft.“ Dabei bleiben die unvergifteten Endabschnitte durchaus ruhig. Nach einiger Zeit tritt dann Lähmung der Mitte ein. Es scheint hiernach ein principieller Unterschied im Verhalten der centralen Ganglienzellen gegen Strychnin bei Wirbellosen und Wirbelthieren nicht zu bestehen, wenngleich eine gradweise Verschiedenheit der Empfindlichkeit nicht wohl geläugnet werden kann. Im Uebrigen besteht der auffallende Einfluss, welchen die Temperatur auf die Strychninwirkung beim Egel zeigt, in einem gewissen Grade auch beim Frosch und wurde hier schon von Kunde beobachtet und später auch von Wundt erörtert.

Stärkere Strychnindosen bewirken sowohl bei Wirbelthieren wie auch, und zwar viel rascher, bei Wirbellosen stets einen lähmungsähnlichen Zustand, dessen Ursache, wie die vorhergehende Erregbarkeitssteigerung, centralen Ursprungs ist. Es gleicht in diesem Stadium der Strychninwirkung das Verhalten der Thiere sehr der

Narkose, welche durch die Anästhetica (Aether, Chloroform, Alkohol) bewirkt wird. Schon früher wurde der eigenthümlichen Wirkungen ausführlich gedacht, welche durch diese Stoffe an allen contractilen Substanzen, wie auch an Nervenfasern erzeugt werden. In Bezug auf Empfindlichkeit stehen aber die Ganglienzellen in erster Linie, und zwar, wie es scheint, bei allen Thieren.

Der schwächende Einfluss der Anästhetica auf das Reflexvermögen der Wirbelthiere ist seit lange bekannt, und man darf wohl sicher annehmen, dass es die Ganglienzellen der Centren sind, deren normale Lebenseigenschaften zunächst und in tiefgreifender Weise durch die betreffenden Substanzen geschädigt werden, was sich durch eine eventuell bis auf Null gehende Herabsetzung der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens verräth. Es ist das Verdienst Cl. Bernard's, darauf hingewiesen zu haben, dass die Wirkung der Anästhetica eine allgemeine, die Irritabilität des Plasmas überhaupt betreffende ist. Doch ergiebt sich aus allen Erfahrungen unmittelbar, dass die verschiedenen Gewebe eines und desselben Organismus gradweise sehr verschieden beeinflusst werden. Unterwirft man einen Menschen oder ein Wirbelthier der Wirkung des Chloroforms oder Aethers, so ist es in erster Linie das ausserordentlich empfindliche Protoplasma der Zellen der Hirnrinde, auf welches diese Substanzen wirken. Das Bewusstsein, die bewusste Empfindung und willkürliche Bewegung, kurz, alle psychischen Thätigkeiten im engeren Sinne erlöschen, während immer noch Reflexe ausgelöst werden können. Nach dem dann folgenden Erlöschen der Reflexfunction zeigen sich noch immer Nerven, Muskeln, Drüsen etc. nicht alterirt. Dies erklärt ja eben, wie die vitalen Functionen fortdauern können, und wie die beginnende Narkose das Gesammtleben nicht direct bedroht. Die chirurgische Anästhesie ist also in Wahrheit eine unvollkommene; sie betrifft blos die empfindlichsten Elemente des centralen Nervensystems, während die andern, reizbaren Theile (Muskeln, Nerven, Drüsen etc.) zwar auch der Narkose zugänglich sind, aber erst viel später ergriffen werden, nachdem bereits die Functionen der nervösen Centren längst erloschen sind. Unter allen Umständen ergiebt sich aber aus den vorstehenden Erörterungen die wichtige Thatsache, dass auch bei den Nervenfasern Erregbarkeit und Leitungsvermögen als Function des Protoplasmas des Axencylinders zu betrachten sind, was mit Rücksicht auf gewisse, später zu besprechende Anschauungen von grösster Bedeutung ist.

Ergiebt sich aus Versuchen über die Wirkungsweise verschiedener Gifte mit aller Sicherheit der Schluss, dass die centralen und leitenden Theile des Nervensystemes (Zellen und Fasern) in ihren Lebenseigenschaften ganz wesentlich verschieden sind, so ist dies nicht minder der Fall, wenn man den Einfluss, welchen verschiedene andere Momente auf Erregbarkeit und Leitungsvermögen nervöser Centren besitzen, einer genaueren Betrachtung unterwirft. Hier ist vor Allem die Temperatur zu erwähnen, deren ausschlaggebende Bedeutung für die Functionen jeder lebendigen Substanz ja allbekannt ist. Dass Frösche ihre Reflexerregbarkeit bei verschiedenen Temperaturen verschieden lange bewahren, im Allgemeinen bei niederer länger als bei hoher, ist seit lange bekannt, doch fehlt es an eingehenden, genauen Untersuchungen, was um so mehr

zu bedauern ist, als die vorliegenden Angaben einander vielfach widersprechen. Während einerseits behauptet wird, dass Erwärmung des Rückenmarkes auf 24—27° C. die Reflexerregbarkeit steigert, und zwar um so flüchtiger, je höher die Temperatur ist, liegen andererseits Angaben von Tarchanow und Freusberg vor, denen zufolge durch Einpacken des Rumpfes in Eis die von den Hinterextremitäten auszulösenden Reflexe ebenfalls bedeutend gesteigert werden, eine Thatsache, die, falls sie sich bestätigt, an die früher erörterten Wirkungen der Abkühlung bei quergestreiften Muskeln erinnert, wie sie durch Gad und Heymans aufgedeckt wurden. Jedenfalls bedarf dieser Punkt genauerer Untersuchung. Vielleicht handelt es sich auch bei der Ganglienzelle um ein ungleich rasches Absinken der Dissimilations- und Assimilationsprocesse bei der Abkühlung.

Wie dem auch sein mag, soviel darf als sicher gelten, dass innerhalb gewisser, für den Kaltblüter niederer, für den Warmblüter höherer Grenzwerthe Temperatursteigerung auch die Reflexerregbarkeit steigert. Es käme nur noch darauf an, diese Grenzwerthe experimentell genauer festzustellen. Dass aber eine Temperatursteigerung über eine gewisse Grenze hinaus gerade wie eine zu grosse Abkühlung lähmend wirkt, ist eine ebenfalls für alle irritablen Gebilde geltende Thatsache. Jedes Protoplasma verfällt durch zu hohe Temperaturen in Wärmestarre (Wärmelähmung). Selbstverständlich beginnt schon etwas unter dieser Grenze die Erregbarkeit zu leiden. Bringt man einen Frosch für einige Zeit in eine Temperatur von 30—38° C., so verfällt er alsbald in einen Zustand des Scheintodes. Zwar schlägt das Herz noch, aber das Thier ist ganz reactionslos, selbst stärkste Reize bleiben ohne merklichen Erfolg, und nur locale Muskelcontractionen lassen sich auslösen. Bringt man den Frosch dann für kurze Zeit in kaltes Wasser, so befindet er sich bald wieder im Vollbesitz seiner centralen Functionen. Es erfolgen zunächst reflectorische Bewegungen der Kehlmuskeln, bald darauf spontane Athembewegungen, und endlich kehrt auch die Reflexerregbarkeit des Rückenmarkes zurück. Noch später erholen sich auch die anderen Centren der Oblongata und zuletzt erst das Grosshirn, indem die spontane Beweglichkeit zurückkehrt. Es erinnert dieses Verhalten unmittelbar an die Folgewirkungen zunehmender Venosität des Blutes. Schon längst ist der normale Gasgehalt des Blutes bei Warmblütern als nothwendige Bedingung für das normale Functioniren gewisser Theile des Centralnervensystems, insbesondere des „Athemcentrums", erkannt worden, und wenn der Gaswechsel des Blutes ganz unterbrochen wird, wenn wir ein Thier ersticken lassen, dann treten beim Warmblüter eine ganze Reihe mächtigster Reizwirkungen von Seite der Centralorgane hervor. Es betheiligen sich dabei nicht nur das Athemcentrum, Gefässcentrum u. s. w., sondern das ganze Centralnervensystem geräth in mächtigste directe Erregung. Dasselbe ist auch der Fall, wenn (bei Warmblütern) die Blutzufuhr gänzlich abgesperrt wird. Das Blut, und zwar Blut von normaler Zusammensetzung, insbesondere normalem Gasgehalt, ist absolut nothwendig für die Erhaltung der Functionen der nervösen Centren; aber diese Nothwendigkeit ist graduell ausserordentlich verschieden bei Kalt- und Warmblütern. Bindet man einem Frosch das Herz ab oder bringt man ihn in ein sauerstofffreies Medium, so kann er noch lange sich willkürlich bewegen; er springt, schwimmt, fühlt u. s. w. Die Unter-

brechung der Blutcirculation hat nicht sofort auch die Functionen des centralen Nervensystemes vernichtet. Man kann auch die gesammte Blutmenge bei einem Frosch, wie schon Cohnheim gezeigt hat, durch physiologische Kochsalzlösung ersetzen und sieht nichtsdestoweniger bei nicht zu hoher Temperatur die normalen Functionen der Nervencentren stundenlang fortdauern. Verlängert man freilich den Versuch über Gebühr, so sieht man allmählich die Reflexfunction erlöschen. Aber selbst nach stundenlangem Verschluss der Aorta oder nach ebenso langem Aufenthalt in sauerstofffreien Räumen kann sich ein Frosch wieder völlig erholen. Stets sieht man zuerst die Functionen der grossen Nervencentren leiden und erst viel später auch die peripheren erregbaren Theile (Muskeln und Nerven). Die verschiedenen Elementartheile sind also auch sehr verschieden empfindlich gegen die Entziehung der Blutzufuhr und die dadurch bedingten Stoffwechseländerungen. Die einen sterben schnell ab, wie die graue Substanz des Gehirns und Rückenmarkes, die andern viel langsamer, wie die peripheren Nervenstämme und die Muskeln. Bei den Warmblütern sind die Phänomene im Wesentlichen dieselben, aber ihr zeitlicher Verlauf ist ungemein viel schneller; auch bei ihnen stirbt zunächst das Centralnervensystem ab, dann erst die peripheren Nerven und die Muskeln. Dies gilt ebensowohl für die Anämisirung, wie für die durch Verarmung des Blutes an Sauerstoff bedingte Asphyxie. In ersterer Beziehung liefert besonders der sogenannte Stenson'sche Versuch ein gutes Beispiel. Durch Abklemmung der Bauchaorta lässt sich beim Warmblüter in wenigen Minuten eine Lähmung der Hinterextremitäten erzielen, wobei die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen der Nervenstämme und Muskeln noch vollkommen erhalten ist.

Für die Abhängigkeit der centralen Ganglienzellen vom Blute spricht endlich auch schon die anatomische Vertheilung der Gefässe innerhalb der weissen und grauen Substanz der Centralorgane, sowie die Gefässarmuth der peripheren Nerven. Ausserdem ist bekannt, dass eine länger dauernde Absperrung der Blutzufuhr mehr oder weniger ausgeprägte histologische Veränderungen der Ganglienzellen der grauen Substanz des Rückenmarkes beim Warmblüter zur Folge hat; dieselben können bereits vollständig verschwunden (degenerirt) sein, während die Fasern des weissen Markmantels noch intact erscheinen (36).

Die im Vorstehenden kurz erwähnten Thatsachen zeigen, dass die reflexübertragenden und automatischen Centralapparate des Gehirns und Rückenmarkes sich durch eine ganze Reihe charakteristischer Eigenthümlichkeiten in Bezug auf Erregbarkeit und Leitungsvermögen sehr wesentlich, wenngleich nicht principiell, von anderen irritablen Elementen unterscheiden. Wir finden die centrale Ganglienzelle besonders empfindlich gegen gewisse Gifte. Wir sehen, wie das Strychnin in geradezu specifischer Weise die Erregbarkeit der Ganglienzellen des Rückenmarkes beeinflusst, während es auf Nerven und Muskeln keine erhebliche Wirkung besitzt; wir sehen die Anästhetica in erster Reihe immer die Centralapparate afficiren und erst viel später auch das Herz sowie die peripheren Nerven und Muskeln; die gleiche Thatsache tritt uns entgegen bei Erhöhung der Temperatur über eine gewisse Grenze hinaus; wir sehen endlich (und es ist das vielleicht am meisten charakteristisch) auch den Gasgehalt des Blutes von sehr

wesentlichem Einfluss auf die Erregbarkeit der nervösen Centren und finden dieselben insbesondere bei Warmblütern so ausserordentlich empfindlich gegen Veränderungen ihres normalen Stoffwechsels, sei es, dass dieselben durch Anämisirung oder dyspnoïsche Blutbeschaffenheit herbeigeführt werden, dass in dieser Beziehung ein Vergleich mit den peripheren Nerven und Muskeln kaum noch zulässig erscheint.

Von der a priori wahrscheinlichsten Annahme ausgehend, dass die centralen Nervenfasern wie im Bau und Ursprung, so auch in Bezug auf ihre Lebenseigenschaften mit den peripheren in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, lässt sich nun auch leicht verstehen, dass die motorischen Erfolge der directen Reizung der Centralorgane und speciell des Rückenmarkes in mancher Beziehung von jenen der directen Erregung peripherer motorischer Nerven abweichen und im Wesentlichen von denselben Bedingungen abhängig erscheinen, wie reflektorisch ausgelöste Bewegungen. Dies ergiebt sich unmittelbar aus der Thatsache, dass jede motorische Nervenfaser (vordere Wurzelfaser) Ausläufer einer Ganglienzelle ist und somit vom Rückenmarke aus nur indirect unter Vermittlung dieser letzteren angesprochen werden kann. Der Nichtberücksichtigung dieses Umstandes ist es auch allein zuzuschreiben, dass jene sonderbare Lehre aufgestellt werden konnte, derzufolge die centralen Nervenfasern zwar leitungsfähig, aber nicht erregbar sein sollten.

Der Widerspruch erscheint um so auffallender, als einerseits grade die nervösen Centralorgane, Gehirn und Rückenmark, in so ausserordentlich hohem Grade befähigt erscheinen, schon auf die schwächsten natürlichen „organischen" Reize zu reagiren und die ausgelöste Erregung weiter zu leiten, und andererseits die in die Zusammensetzung der nervösen Centren eingehenden Nervenfasern sich kaum wesentlich in ihrem Baue von den peripheren Nerven unterscheiden.

Wenn man die Gesammtheit der bisher vorliegenden einschlägigen Versuche überblickt, so findet man, dass alle darauf hinzielen, einerseits mit möglichster Sicherheit den Beweis zu liefern, dass eine als Folge der Reizung des Centralorgans beobachtete Bewegung kein Reflex ist, und andererseits sichere objective Zeichen der Empfindung des Thiers zu ermitteln. So sehen wir schon van Deen bemüht, den eben berührten Einwand hinsichtlich der Deutung motorischer Reizerfolge vom Rückenmarke aus durch ein besonderes Versuchsverfahren auszuschliessen, das in der Folge vielfach Nachahmung fand. Er legte das Rückenmark des Frosches etwa vom 3. bis 5. Wirbel blos, schnitt sämmtliche Wurzeln der Spinalnerven ausser denen des N. ischiadicus durch und stach nun ein kleines Messerchen oberhalb der Lendenanschwellung von der Seite her horizontal ein, so dass es die Dorsal- und Ventralhälfte des Markes von einander trennte. Wurde nun das Messerchen bei unveränderter Stellung nach vorn bis in die Gegend der obern Markgrenze durchgezogen, so entstand hierdurch ein freier Lappen, welcher aus den Hintersträngen, einem mehr oder weniger grossen Teil der Seitenstränge und grauer Substanz bestand und, nachdem er an seiner vordern und hintern Grenze durchschnitten worden war, entfernt werden konnte. Dadurch war demnach die ganze hintere (dorsale) Hälfte des Rückenmarkes sammt den einstrahlenden sensibeln Wurzelfasern beseitigt und so die Möglichkeit zur Auslösung von Reflexbewegungen am Orte der Reizung ausgeschlossen. Reizte

nun van Deen die isolirte ventrale Markhälfte mechanisch, so sah er bisweilen Bewegungen der Hinterfüsse eintreten, von denen er zunächst auch glaubte, dass sie durch directe Erregung der Vorderstränge ausgelöst waren. Indess machte bald darauf Stilling auf die Möglichkeit aufmerksam, dass bei diesen Versuchen die höchst empfindlichen vordern Wurzeln des Plexus ischiadicus doch vielleicht durch eine leichte Zerrung des Markes gereizt wurden, und auch van Deen selbst war schon vor dem Erscheinen der Stilling'schen Arbeit durch neue Versuche zu dem merkwürdigen Resultate gelangt, dass weder die Vorderstränge noch auch die andern Teile des Rückenmarkes erregbar sind, und hatte so zum ersten Mal einen Satz aufgestellt, der in der Folge Jahrzehnte lang in der Physiologie herrschen sollte.

Zum Beweise desselben hielt es van Deen später nicht einmal mehr für nöthig, den obern Theil der Dorsalhälfte des Rückenmarkes zu entfernen, sondern bediente sich des aus dem Wirbelkanal herausgetretenen, ganzen unversehrten Markes. Auf mechanische, chemische oder elektrische Reizung des Kopfendes mit selbst starken Strömen sollten angeblich keinerlei Erregungserscheinungen an den Muskeln der Hinterextremitäten erfolgen.

Unbekannt mit den ersten Publicationen van Deen's war indess M. Schiff (37) durch eine Reihe von Versuchen an dem Rückenmarke verschiedener Warmblüter zu gleichen Anschauungen gelangt wie van Deen. Vollständige Gefühllosigkeit der Schmerzempfindung leitenden („ästhesodischen") und Unerregbarkeit der motorische Impulse leitenden („kinesodischen") Bahnen schien auch hier allgemeines Gesetz zu sein. Die Versuche von Schiff waren im Wesentlichen nach Analogie der ersten van Deen'schen Versuche am Frosch angestellt, indem an dem theilweise blosgelegten Rückenmarke die Hinterstränge in einer Ausdehnung von 5—6 cm abgetragen wurden, worauf weder bei vorsichtig angewendeter elektrischer, noch auch bei chemischer oder mechanischer Reizung (Stechen, Quetschen mit einer Pinzette) des betreffenden Markabschnittes Muskelbewegungen oder irgendwelche Zeichen von Schmerzempfindung bemerkbar waren. Der von Schiff aus diesem Verhalten gezogene Schluss, „dass bei einem solchen Thier die Empfindungsqualitäten (Schmerz), die durch das der Hinterstränge beraubte Rückenmark geleitet werden, nicht durch künstliche Reizung des Markes erregt werden können, und dass auch die motorische Erregbarkeit diesem Marke fehlt, obgleich es Bewegung vollkommen gut leitet", war unter diesen Umständen allerdings sehr naheliegend. Niemals gelingt es aber, das ganze unversehrte Rückenmark eines Warmblüters selbst nach sorgfältigster Entfernung der hintern Wurzelstümpfe erfolglos zu reizen, da nach Schiff's Ansicht die einstrahlenden sensibeln Wurzelfasern „dem Hinterstrang noch einen hohen Grad von Empfindlichkeit verleihen, welche fortgeleitet wird und theils Schmerzempfindung, theils in verschiedenen Höhen des Markes die mannigfachsten Reflexe veranlasst". Ausserdem schreibt Schiff abweichend von van Deen auch den in den Hintersträngen hirnwärts verlaufenden Nervenfasern Erregbarkeit zu. Doch soll Reizung derselben niemals Schmerz, sondern ausschliesslich Tastgefühle oder „verwandte schwächere Empfindungen" erzeugen, deren Vorhandensein hauptsächlich aus Veränderungen der

Pupillenweite bei elektrischer oder mechanischer Reizung der in grösserer Ausdehnung isolirten Hinterstränge erschlossen wird.

Ohne hier auf das Detail der zahlreichen Arbeiten einzugehen, welche es sich zur Aufgabe machten, entscheidende Gründe für oder wider die van Deen-Schiff'sche Lehre beizubringen, will ich nur erwähnen, dass einerseits von Fick (37) und später von Luchsinger Versuche mitgetheilt wurden, welche das Vorhandensein direct reizbarer motorischer Elemente in den vordern (ventralen) Abschnitten des Froschmarkes zu beweisen schienen, während andererseits aus Ludwig's Laboratorium eine Reihe von Arbeiten hervorging, durch welche die Reizbarkeit centripetal leitender, in den Seitensträngen verlaufender Fasern dargethan wurde. Es ist bekannt, dass die Reizung sensibler Nerven oft eine beträchtliche Steigerung des Blutdrucks bewirkt als Folge einer Vermehrung der Widerstände im arteriellen Stromgebiet durch reflectorische Verengerung zahlreicher Gefässe. Dittmar (37) zeigte nun, dass sowohl elektrische als auch schwache mechanische Reizung des der Hinterstränge in grösserer Ausdehnung beraubten centralen Stumpfes des Kaninchenrückenmarkes ebenfalls beträchtliche Blutdrucksteigerungen herbeizuführen vermag, und schloss hieraus auf die directe Reizbarkeit „ästhesodischer" Rückenmarkselemente, welche nach Miescher's Versuchen hauptsächlich in den Seitensträngen gelegen sind.

Schiff bestreitet allerdings die Beweiskraft dieser Versuche und wendet sich vor Allem gegen die Annahme, dass die den erwähnten Reflex auslösenden centripetalen Fasern der Seitenstränge als „sensible" im eigentlichen Wortsinn zu bezeichnen wären; indess ist dies grade im vorliegenden Falle ein nebensächlicher Umstand, wo es sich zunächst doch nur um Feststellung der directen Reizbarkeit handelt. Inwieweit jedoch die spätern Einwände Schiff's berechtigt sind, denen zufolge die Resultate der Dittmar'schen Versuche durchwegs auf Stromschleifen beruhen sollen, welche die allein reizbaren Hinterstränge getroffen hätten, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Als um so sicherer festgestellt darf dagegen die directe Reizbarkeit motorischer Elemente des Rückenmarkes gelten. Die bereits erwähnten Versuche von Fick, welche ebenfalls im Wesentlichen den ersten van Deen'schen nachgebildet waren, gestatten allerdings noch immer den Einwand, dass die bei elektrischer Reizung der der Hinterstränge beraubten Ventralhälfte des Froschmarkes auftretenden Bewegungen der Hinterextremitäten durch Reflex oder directe Reizung motorischer Wurzelfasern bedingt wurden, indem sich Stromschleifen bis zu dem unversehrten, untersten Theil des Markes ausgebreitet haben konnten. Dieser Einwand erscheint selbst dadurch nicht absolut ausgeschlossen, dass, wenn die ventrale Markhälfte dicht oberhalb der Lendenanschwellung durchschnitten und die Schnittflächen wieder möglichst gut aneinandergelegt wurden, die vorher beobachteten Reizerfolge ausblieben. Dagegen lässt sich der van Deen-Fick'sche Versuch zu einem völlig beweisenden unter der Voraussetzung gestalten, dass in den ventralen Theilen des Rückenmarkes motorische längsverlaufende Fasern vorhanden sind, deren physiologische Eigenschaften in allen wesentlichen Punkten mit denen peripherer Nervenfasern übereinstimmen. Da es nämlich, wie später gezeigt werden wird, zweifellos feststeht, dass die Erregbarkeit peripherer Nerven in nächster Nähe eines frisch angelegten Querschnittes beträchtlich

grösser ist, als in der Continuität, so liess sich erwarten, dass, wenn sich motorische Rückenmarksfasern in dieser Beziehung ähnlich verhalten, die elektrische Reizung am Schnittende der isolirten Ventralhälfte des Markes früher, d. i. bei geringerer Stromstärke, wirksam wird, als tiefer unten, wo dagegen entsprechend der grössern Nähe der erhaltenen Wurzeln des N. ischiadicus die Gefahr der directen Erregung durch Stromschleifen rasch zunimmt. Ich (37) fand nun in der That, dass hinsichtlich der Erregbarkeit durch tetanisirende Inductionsströme die durchschnittenen Vorderstränge des Froschrückenmarkes sich, abgesehen von quantitativen Unterschieden, ganz ebenso verhalten wie jeder periphere motorische Nerv. Rückt man nämlich bei absteigender Richtung der Oeffnungsströme die mit der secundären Spirale eines Inductionsapparates verbundenen Elektroden, welche bei geringem Abstande zunächst so angelegt werden, dass die eine sich am Querschnitt selbst befindet, weiter und weiter von diesem letztern weg, so nimmt die anfangs vorhandene starke Reizwirkung schnell ab und verschwindet bald gänzlich. Der erste Erfolg der Reizung mit Strömen, welche bei directer Einwirkung auf eine freiliegende Muskeloberfläche keine sichtbare Erregung bewirken und auf der Zunge nicht gefühlt werden, besteht immer in einer mehr oder weniger starken tetanischen Unruhe sämmtlicher Muskeln der beiden Hinterextremitäten, die sich oft zu einem förmlichen Tetanus steigert. Bei starker Reizung treten oft auch coordinirte Bewegungen auf. Hat man die vom Querschnitt der Vorderstränge aus eben wirksame Stromstärke bestimmt, so kann man immer (bei absteigender Richtung der zunächst allein wirksamen Oeffnungsströme) mit den Elektroden in der Regel bis in die nächste Nähe des Lendenmarkes herabrücken und so die Gefahr der directen oder reflectorischen Reizung vorderer Wurzeln ausserordentlich steigern, ohne dass an den Muskeln der Hinterextremitäten eine Spur von Erregungserscheinungen hervortritt. Doch ist dies bemerkenswerter Weise nur dann der Fall, wenn die Elektroden der Ventralfläche der Vorderstränge entlang verschoben werden. Geschieht dies entlang der Innenfläche, d. i. der Schnittfläche der Ventralhälfte des Markes, in directer Berührung mit der daselbst blosliegenden grauen Substanz, so lässt sich niemals ein merklicher Unterschied der Erregbarkeit an dem Querschnitt näher gelegener im Vergleich zu tiefern Stellen konstatiren. Es muss dahingestellt bleiben, ob aus diesem Verhalten allein schon der Schluss gezogen werden darf, dass im letzteren Falle die graue Substanz direct erregt wurde, während es sich im erstern wohl sicher um Erregung längsverlaufender Nervenfasern (in den Vordersträngen?) handelt.

Die angeführten Thatsachen gestatten nun wohl auch bei Anwendung der nöthigen Vorsicht, das unterhalb der Medulla oblongata durchschnittene, sonst jedoch unversehrte Rückenmark des Frosches zu reizen, ohne befürchten zu müssen, durch Reflexe getäuscht zu werden. Es genügt, die die Inductionsströme zuführenden Elektroden längs der ventralen Fläche des Markes zu verschieben, nachdem zuvor diejenige Rollenstellung bestimmt wurde, bei welcher die absteigend gerichteten Oeffnungsströme in nächster Nähe eines an beliebiger Stelle angelegten Querschnittes sich deutlich wirksam zeigen. Man findet dann die Reizung an jeder beliebigen andern Stelle in der Continuität des Markes und selbst dicht über der Lendenanschwellung absolut unwirksam. Darf man auf Grund der angeführten Thatsachen

mit Sicherheit auf das Vorhandensein direct erregbarer motorischer Elemente in der ventralen Hälfte des Froschmarkes schliessen, so lässt sich doch andererseits nicht verkennen, dass sowohl hinsichtlich der Erregungsbedingungen, als auch der Art und Weise der Reaction wesentliche Unterschiede bestehen, je nachdem ein Muskelapparat durch Reizung des zugehörigen motorischen Nerven oder des Rückenmarkes in Erregung versetzt wird. Es ist hier insbesondere an die relative Unwirksamkeit mechanischer Reizung und elektrischer Einzelreize zu erinnern, sowie an die völlige Unwirksamkeit chemischer Reizmittel. Dies erscheint von vornherein nicht überraschend, wenn man berücksichtigt, dass die motorischen Fasern des Rückenmarkes nicht wie die peripheren motorischen Nerven unmittelbar mit den Muskeln verbunden, sondern zunächst durch Ganglienzellen unterbrochen werden, wie es für den Frosch insbesondere die Untersuchungen Birge's dargethan haben. Eine wesentliche Stütze erhält diese Anschauung durch die weitgehenden Analogien, welche nicht nur hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse und des Verlaufes direct (d. h. durch Reizung motorischer Elemente des Rückenmarkes) und reflectorisch ausgelöster Muskelbewegungen, sondern auch hinsichtlich der Auslösungsbedingungen in beiden Fällen bestehen.

Was zunächst die zeitlichen Verhältnisse betrifft, so war schon früher davon die Rede, dass die unter Vermittlung gangliöser Elemente erfolgende Uebertragung des Erregungsvorganges von sensibeln auf motorische Fasern eine beträchtlich grössere Zeit beansprucht, als der einfachen Leitung der Erregung durch eine gleich lange Nervenstrecke entsprechen würde. In neuerer Zeit hat nun Mendelssohn (37) gefunden, dass die Reactionszeit der ventralen Hälfte des Froschmarkes (d. i. die Zeit, welche vom Momente der Reizung derselben bis zum Eintritt der Zuckung des M. gastrocnemius der einen Seite verstreicht) kürzer ist, als die Reactionszeit der dorsalen Hälfte. Es erzeugt mit andern Worten die Reizung des ventralen Theils des Rückenmarkes eine Bewegung der Extremitäten schneller, als wenn derselbe Reiz auf die entsprechende Stelle des dorsalen Abschnittes einwirkt. Der Unterschied beträgt nach M. durchschnittlich 0,01—0,025 Sec. Es scheint dieses Verhalten darauf hinzudeuten, dass, wie es die Theorie erwarten lässt, die durch directe Reizung der Vorderstränge erzeugte Muskelcontraction früher eintritt, als die reflectorisch von den Hintersträngen ausgelöste, wobei als Ursache der Verzögerung im letztern Falle die grössere Menge zwischengeschalteter grauer Substanz in Betracht kommen dürfte.

Von grösster Bedeutung für die Beurtheilung der zwischen den Erfolgen der Rückenmarksreizung und der directen Erregung peripherer motorischer Nerven bestehenden Verschiedenheiten ist aber der Umstand, dass ein durchgreifender Unterschied in den Lebensbedingungen der Nervenzellen und Nervenfasern besteht, indem die ersteren ausserordentlich viel empfindlicher gegen Veränderungen ihres normalen Stoffwechsels, sowie gegen alle Schädlichkeiten sind, als die letzteren. Dies kommt aber wesentlich in Betracht, wenn es sich darum handelt, die Erregbarkeit verschiedener Abschnitte eines aus Nervenzellen und Fasern nebst den zugehörigen musculösen Endorganen zusammengesetzten motorischen Apparates lediglich nach dem an jenen zu beobachtenden Reizerfolge vergleichend zu beurtheilen. Es wird dann offenbar ganz von dem jeweiligen Zustande der Erregbarkeit, beziehungs-

weise des Leitungsvermögens der im Verlaufe der Fasern eingeschalteten zelligen Elemente abhängen, ob eine diesseits derselben ausgelöste Erregung einen Reizerfolg bedingen kann oder nicht. In der That sehen wir nun die Reflexfunction des Rückenmarkes unter Umständen leiden oder völlig vernichtet werden, wo weder die Erregbarkeit noch auch das Leitungsvermögen des motorischen und sensibeln Abschnittes eines Reflexbogens merklich beeinträchtigt erscheint. Luchsinger hat sich dieser ungleichen Resistenzfähigkeit centraler Nervenzellen und Fasern bedient, um bei örtlicher Vernichtung der Reflexfunction die directe Erregbarkeit des Rückenmarkes zu erweisen. Er schlägt vor, Kaltblüter mit langgestrecktem Rückenmarke, Schlangen, Blindschleichen, Tritonen etc., zu köpfen und sofort mit dem Vorderkörper in auf 40—45° erwärmtes Salzwasser zu tauchen, während der übrige Theil des Körpers bei normaler Temperatur erhalten wird. Durch die Wärme wird nun das Reflexvermögen des Cervical- beziehungsweise Dorsalmarkes bald vernichtet, und zwar zu einer Zeit, wo die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen der markhaltigen Längsfasern voraussichtlich noch erhalten sein dürfte. Wenn nun, wie es wirklich der Fall ist, bei elektrischer Reizung des reflexunfähigen Marktheiles Bewegungen des Schwanzes auftreten, so können diese nach L.'s Ansicht nur durch eine directe Erregung motorischer, längsverlaufender Rückenmarksfasern ausgelöst worden sein. Gegen die Beweiskraft dieser Versuche wendet jedoch Schiff ein, dass die Prüfung des Reflexvermögens innerhalb des erwähnten Körperabschnittes durch Hautreize keine ganz sichere Garantie biete für die völlige Vernichtung der Reflexfunction des Markes. Er macht auf die Möglichkeit „intramedullarer" Reflexe aufmerksam, die sich nur deshalb innerhalb des erwärmten Abschnittes nicht äussern können, weil die Muskeln hier durch die vorgängige Erwärmung in den Zustand der Starre versetzt werden. Zur Stütze dieser Ansicht führt Schiff Versuche an Bombinatoren und Kröten an, wo nach Erwärmung des ganzen Rückenmarkes mit Ausschluss der peripheren Enden der Cauda equina bis zur völligen Erstarrung der Muskeln des Rumpfes die Reflexerregbarkeit der Hinterextremitäten erhalten war.

Demungeachtet bleibt jedoch der Satz von der viel geringeren Resistenzfähigkeit der grauen Substanz des Rückenmarkes im Vergleich zu der der weissen Fasermassen in vollem Umfange aufrecht. Es erklärt sich daraus unter Anderem die Thatsache, dass die motorischen Wirkungen der directen Rückenmarksreizung an den Muskeln der Hinterextremitäten um so deutlicher hervortreten, je grösser die Reflexerregbarkeit der Präparate ist, und mit dem Erlöschen dieser gänzlich ausbleiben. Nach dem bereits erwähnten Befunde Birge's müssen ja nothwendig dieselben Elementartheile der grauen Substanz des Lendenmarkes (Ganglienzellen der Vorderhörner) die Uebertragung der Erregung im einen Falle von centripetal, im andern von centrifugal leitenden Fasern auf dieselben vordern Wurzelfasern mitvermitteln. Das Reflexcentrum der Hinterextremitäten kann demnach nicht nur von der Peripherie bis auf die Bahn der sensibeln Nerven in den Zustand der Erregung versetzt werden, sondern besitzt sozusagen 2 Pole, einen centralen (die motorischen Bahnen des Rückenmarkes) und einen peripheren (die sensibeln Fasern). Alle Schädlichkeiten, welche die Leitungsfähigkeit des Centrums beeinträchtigen,

beeinflussen in gleicher Weise die Erfolge der reflectorischen wie auch der directen Erregung des Markes.

Die ausserordentliche Empfindlichkeit der centralen Ganglienzellen der Warmblüter gegen jede Störung ihrer normalen Ernährung lässt, wie dies ja auch der Stenson'sche Versuch bestätigt, von vorneherein erwarten, dass die Leitung im Rückenmarke in Folge irgendwelcher Eingriffe, insbesondere durch Anämie oder Asphyxie, in allen durch Ganglienzellen unterbrochenen Bahnen noch viel rascher abnehmen und erlöschen wird, als beim Kaltblüter, so dass Versuche über directe Reizung des Markes hier noch mit wesentlich grösseren Schwierigkeiten verbunden sind und viel leichter misslingen, als beim Kaltblüter. Ausserdem ist klar, dass eine rasche und möglichst vollständige Unterbrechung der Blutzufuhr zum Rückenmarke bei thunlichster Schonung der Circulation im Kopf und bei künstlicher Respiration ein brauchbares Mittel an die Hand giebt, um beim Warmblüter etwa vorhandene ununterbrochene Leitungsbahnen im Marke nach Ausserkraftsetzung der anderen zu ermitteln. Denn Leitungsbahnen, welche innerhalb weniger Minuten durch Anämie unwegsam gemacht werden, kann man nicht wohl als directe Fortsetzungen peripherer Nervenfasern auffassen. Dass eine markhaltige Faser der weissen Rückenmarkstränge anders auf Anämie reagieren sollte, als eine solche im peripheren Nerven, ist weit weniger wahrscheinlich, als dass Functionsstörungen, welche durch Anämie im Rückenmark so ausserordentlich viel früher herbeigeführt werden, als im peripheren Nerven, in eingeschalteten Zellen der grauen Substanz Platz greifen. Nach Versuchen von S. Mayer über die Wirkungen der Anämisirung des Rückenmarkes beim Kaninchen durch hohe Abklemmung der Aorta scheint es in der That, dass vasomotorische Fasern aus dem verlängerten Mark entspringen und das Rückenmark ohne Unterbrechung durch gangliöse Elemente durchsetzen.

Aus den bisher erörterten Thatsachen der Erregungsleitung innerhalb der nervösen Centren ergeben sich in Bezug auf die anatomische Anordnung und die gegenseitigen Beziehungen der Leitungsbahnen einige wichtige Folgerungen. Von der sicheren Thatsache ausgehend, dass jede Nervenfaser entweder innerhalb oder ausserhalb der Centralorgane mit mindestens einer Ganglienzelle (ihrer Ursprungszelle) zusammenhängt, ist anzunehmen, dass jeder Reflexbogen durch gangliöse Elemente geschlossen wird, und dass diese (insbesondere die motorischen Zellen) untereinander in ausgedehntestem Maasse in leitende Verbindung gesetzt sind.

Die histologische Untersuchung hat bisher dieses physiologische Postulat nur in sehr ungenügender Weise zu stützen vermocht. Zwar lag es nahe, in den grossen multipolaren Ganglienzellen der Vorderhörner mit ihren zahlreichen, verästelten „Protoplasmafortsätzen" und dem direct in eine vordere Wurzelfaser übergehenden Deiters'schen Fortsatz jene Elemente zu erblicken, durch welche die von der Peripherie kommenden, functionell verschiedenen Nervenfasern im Centrum anatomisch verkettet werden. Diese Vorstellung fand auch ihren Ausdruck in der von Gerlach vertretenen Lehre, der zufolge aus den Protoplasmafortsätzen der Ganglienzellen ein äusserst reiches Netz feinster Nervenfibrillen hervorgehen sollte, welches nicht nur die Vorderhornzellen untereinander, sondern auch mit den im Hinterhorn gelegenen Ganglienzellen, sowie mit hinteren Wurzelfasern verknüpft,

welche nach Gerlach nach ihrem Eintritt in die graue Substanz sich ebenfalls in ein feines Fasernetz auflösen sollten. Die neueren, insbesondere durch Golgi, Ramon y Cajal, Kölliker, Retzius u. A. begründeten Fortschritte in der Erforschung des feineren Baues der nervösen Centren haben die alte Gerlach'sche Lehre in einigen, gerade physiologisch wichtigen Punkten ganz wesentlich modificirt. Vor Allem konnte ein centrales Nervennetz als anatomische Grundlage der Irradiation der Erregung nicht nachgewiesen werden. Die sich innerhalb der grauen Substanz baumförmig verästelnden Zellfortsätze (Nervenfasern) scheinen alle frei auszulaufen, ohne mit den Fortsätzen anderer Nervenzellen irgend zu anastomosiren. Freilich lässt sich zur Zeit nur sagen, dass Anastomosen bisher nicht gesehen wurden; ob sie nicht doch vorhanden sind, kann bezweifelt werden, wenn man die oft ausserordentlich reiche Verästelung der Protoplasmafortsätze berücksichtigt, denen übrigens von Golgi sogar die nervöse Natur abgesprochen wurde, was sicher unzutreffend ist, da in sehr vielen Fälle alle Fortsätze denselben Charakter zeigen und unter Umständen (so bei den elektrischen Riesenganglienzellen von Malopterurus) der Nervenfortsatz gar nicht vom eigentlichen Zellkörper, sondern aus den zu einem dichten Netzwerk zusammentretenden Protoplasmafortsätzen entspringt.

Wenn daher der physiologisch geforderte Zusammenhang der motorischen centralen Elemente noch immer als eine offene Frage bezeichnet werden muss, so scheint andererseits die Art der Beziehung zwischen diesen letzteren und den centripetal leitenden (sensiblen) Fasern zur Zeit auch histologisch genügend sichergestellt zu sein.

Die hinteren, als Fortsätze von Spinalganglienzellen aufzufassenden Wurzelfasern theilen sich nach den Beobachtungen von Ramon y Cajal und Kölliker beim Eintritte ins Rückenmark dichotomisch in einen längsverlaufenden, aufsteigenden und absteigenden Ast, deren Gesammtmasse die Hinterstränge zusammensetzt. Von diesen Längsfasern gehen nun unter meist rechtem Winkel Seitenzweige ab (Collateralen), welche in die graue Substanz eintreten und hier mit freien, baumförmig verzweigten Enden („Endbäumchen" Köllikers) aufhören. Die Aehnlichkeit, welche diese Endbüschel mit den Verzweigungen des Axencylinders in den quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere besitzen, legt von vorneherein den Gedanken nahe, dass die unzweifelhaften Beziehungen jener zu den motorischen Zellen des Rückenmarkes ähnliche sein werden. Freilich giebt Kölliker an, dass die in der Regel mit einem Knöpfchen versehenen Zweige eines „Endbäumchens" an die Ganglienzellen zwar dicht herantreten, sich jedoch niemals mit denselben oder ihren Fortsätzen wirklich verbinden. Es wird aber wohl unter allen Umständen eine Berührung gefordert werden müssen, wenn eine Uebertragung der Erregung möglich sein soll. Eine „Ausstrahlung" von einem freien Nervenende auf ein ihm nur genähertes anderes (wie in den Glomeruli olfactorii) oder auf einen Zellkörper (wie im einfachen Reflexbogen) anzunehmen, liegt zur Zeit um so weniger Grund vor, als die histologischen Grundlagen für eine so weitgehende und alle bisherigen Anschauungen über Erregungsleitung umstossende Annahme keineswegs als hinreichend gesichert angesehen werden können.

Da jede Nervenfaser als Fortsatz einer Zelle aufzufassen ist und mit dieser zusammen eine physiologische Einheit (Nerveneinheit, Neuron,

Neurodendron) bildet, so ist leicht verständlich, dass eine von ihrer Ursprungszelle getrennte Nervenfaser früher oder später dem Untergang verfällt (degenerirt). Jede Nervenzelle ist also „trophisches" Centrum für die abgehende Nervenfaser, und der normale Zusammenhang zwischen beiden ist eine der wesentlichsten Bedingungen für die dauernde Erhaltung des Leitungsvermögens und der Erregbarkeit der Nervenfaser. Man wird auf Grund der vorliegenden Erfahrungen kaum fehl gehen, diesen trophischen Einfluss zum guten Theil auf eine Wirkung des Kernes zu beziehen, wofür zunächst die Analogie der Erscheinungen an anderen Zellen spricht.

Mit Rücksicht auf die ausserordentliche Labilität centraler Ganglienzellen ist die Widerstandsfähigkeit, womit periphere, markhaltige Nervenfasern ihre wesentlichen Lebenseigenschaften bewahren, wenn sie vor Vertrocknung und anderen Schädlichkeiten geschützt werden, gewiss höchst auffallend und geeignet, den tiefgreifenden Unterschied der Lebensbedingungen beider unmittelbar vor Augen zu führen. In der That bleibt die Erregbarkeit und das Leitungsvermögen eines Nervenstammes, der, auf weite Strecken hin freipräparirt, nur noch an einem Ende mit seinem Erfolgsorgan zusammenhängt, in dem daher die Circulation völlig aufgehoben ist, selbst beim Warmblüter noch stundenlang erhalten.

Sehr viel vergänglicher scheinen demgegenüber marklose Nerven zu sein. Wenigstens gelingt es bei Krebs- und Hummernerven nicht, dieselben auch nur annähernd so lange reizbar zu erhalten, wie etwa Froschnerven, wenn sie freipräparirt gereizt werden sollen. Piotrowsky fand dies im Sommer ganz unmöglich, im Winter verschwand die Erregbarkeit nach 8—10 Min. Auch der marklose Olfactorius des Hechtes bleibt, wie schon Kühne bemerkte, nur kurze Zeit erregbar.

Kommt es darauf an, die wirkliche Dauer des Ueberlebens eines ausgeschnittenen Nerven zu bestimmen, so ist dies offenbar nur dann möglich, wenn nur der Nerv und nicht auch das Erfolgsorgan, welches über den Thätigkeitszustand des ersteren allein Aufschluss geben kann, den normalen Ernährungsbedingungen entzogen ist. Daher lässt sich ein sicherer Schluss auf die Ueberlebensdauer eines ausgeschnittenen Kalt- oder Warmblüternerven im Allgemeinen nicht aus Beobachtungen an gänzlich losgetrennten Nervmuskelpräparaten ziehen; denn voraussichtlich wird der Muskel immer viel früher unerregbar, als der zugehörige Nerv.

Jedenfalls spricht aber der Umstand, dass aus ihrer natürlichen Lage gebrachte, über Elektroden gebrückte Nervenstämme auch beim Warmblüter stundenlang erregbar bleiben, für eine ausserordentlich grosse Resistenz, an der dem Mitgetheilten zufolge wohl die Markscheide als ein sehr wirksames Schutzmittel betheiligt sein dürfte.

Prüft man mittels irgend eines, am besten des genau abstufbaren elektrischen Reizes, die Erregbarkeit eines von seinem natürlichen Zusammenhang mit dem Centrum getrennten Nerven, indem man die allmählich eintretenden Veränderungen der Reaction des Erfolgsorganes (z. B. des Muskels) untersucht, so stellt sich heraus, dass der Verlauf der Erregbarkeitsänderungen sowohl an einer und derselben Nervenstelle wie auch an verschiedenen Punkten im Verlaufe des Nerven sich anscheinend ziemlich verwickelt gestaltet. Die einfachste mögliche Annahme in Bezug auf den 1. Punkt wäre offenbar die, dass die Erregbarkeit jedes Nerventheilchens im Laufe der Zeit ganz all-

mählich und gleichmässig bis auf Null sinkt. Dem scheinen Beobachtungen von Rosenthal (38) zu widersprechen, denen zufolge der Verminderung der Erregbarkeit an jedem Punkte des Nerven eine beträchtliche Erhöhung vorausgehen würde. Ich war jedoch ebensowenig wie vorher Mommsen und neuerdings Werigo (39) in der Lage, mich von der Richtigkeit dieser Behauptung zu überzeugen, und fand stets, wenn Vertrocknung und alle Schädlichkeiten möglichst ausgeschlossen waren, ein langsames und gleichmässiges Absinken der Erregbarkeit einer und derselben Nervenstelle, soweit sich dies an einem ausgeschnittenen Nerv-muskelpräparate vom Frosch durch Vergleichung der Zuckungshöhen bei Reizung mit einzelnen gleichstarken (untermaximalen) Inductionsschlägen beurtheilen lässt. Dagegen ist eine andere Thatsache leicht zu bestätigen. Valli, Pfaff und Ritter hatten bereits die Beobachtung gemacht, dass ein gegebener (motorischer) Nerv nach dem Tode des Thieres oder einfach nach seiner Trennung von dem Centralorgan stets zuerst in seinen centralen Partien die Fähigkeit verliert, auf Reize die zugehörigen Muskeln zur Zuckung zu bringen, später erst in seinen Aesten und zuletzt in seinen, im Muskel selbst gelegenen Endzweigen. Dieser centrifugale Gang des Nerventodes, welchen Valli und Ritter aus ihren Beobachtungen erschlossen, erfolgt, wie zu erwarten war, bei verschiedenen Thieren mit sehr verschiedener Geschwindigkeit, am raschesten bei Warmblütern, am langsamsten bei Kaltblütern, deren Nerven vor Verdunstung geschützt, bei niederer Temperatur ihre Erregbarkeit selbst im Stamme tagelang bewahren. Die Deutung der erwähnten Beobachtungen ist nun keineswegs eine so einfache, wie es vielleicht auf den ersten Blick scheinen möchte. Schon Du Bois-Reymond machte auf die Möglichkeit aufmerksam, dass der absterbende Nerv die Erregung vielleicht nicht auf so lange Strecken hin fortpflanzen könnte, als der normale, lebende, und später haben sich Mommsen (l. c.), sowie Szpilmann und Luchsinger (22) dieser Anschauung angeschlossen. In der That erklären sich alle dem Ritter-Valli'schen Gesetze entsprechenden Erscheinungen ganz ungezwungen, auch unter der Voraussetzung eines an allen Stellen gleichmässigen Sinkens der Erregbarkeit, wenn nur das Leitungsvermögen rascher schwindet, als die directe Anspruchsfähigkeit.

Im weiteren Verlaufe des Absterbens stellen sich dann an Nerven, welche vom Centrum getrennt wurden (besonders deutlich an markhaltigen), auch sichtbare anatomische Veränderungen ein, welche als fettige Degeneration bezeichnet werden. Wird ein gemischter Nerv irgendwo in der Continuität durchschnitten, und untersucht man nach einigen Tagen oder Wochen den peripheren Nervenstamm, so findet man die Fasern in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig verändert, die Markscheide zerklüftet oder schon gänzlich zerfallen; die Reste derselben bilden dann vielfach spindelförmige Anhäufungen im Verlauf der Faser, in denen man nebst Markschollen Fetttropfen der verschiedensten Grösse wahrnimmt; schliesslich bleibt nur das Bindegewebe zurück, und alles nervöse Gewebe ist verschwunden; untersucht man gleichzeitig die Veränderungen im centralen Stumpfe des durchtrennten Nerven, so findet man dieselben nur in der allernächsten Nähe der Schnittfläche schwach entwickelt; weiterhin zeigen die Fasern keinerlei sichtbare Veränderungen, und es bleibt der Nervenstamm auch dauernd

erregbar. Weitere Aufschlüsse haben insbesondere die Untersuchungen Waller's an den Wurzeln der Spinalnerven geliefert, aus welchen sich zweifellos ergiebt, dass die Ganglienzellen auf die mit ihnen zusammenhängenden Nervenfasern einen „trophischen" Einfluss ausüben, wie dies ja von jedem kernhaltigen Zellkörper in Bezug auf seine kernfreien Ausläufer gilt. Nach Durchschneidung der vorderen Wurzeln eines Spinalnerven erfolgt stets Degeneration des peripheren Stumpfes, während der mit dem Rückenmark noch in Verbindung stehende erhalten bleibt. Nach Durchtrennung einer hinteren Wurzel ist das Resultat verschieden, je nachdem der Schnitt zwischen Rückenmark und Spinalganglion oder diesseits des letzteren geführt wurde. Im ersteren Falle degenerirt der centrale, mit dem Rückenmark zusammenhängende Stumpf, und zwar lassen sich die degenerirten Fasern im Rückenmark selbst (in den Hintersträngen) auf weite Strecken hin verfolgen; der mit dem Ganglion zusammenhängende Stumpf bleibt dagegen, wie jenes selbst, dauernd unverändert. Nach Durchschneidung diesseits des Ganglions bleibt wieder der mit dem letzteren verbundene Stumpf unverändert, während der periphere degenerirt. Es ergiebt sich aus diesen vielfach bestätigten Versuchen, dass die Zellen des Spinalganglions als Ursprungszellen (bez. trophische Centren) der hinteren Wurzelfasern, das Rückenmark und die multipolaren, grossen Vorderhornzellen dagegen als trophische Centren der vorderen Wurzelfasern angesehen werden müssen. Es steht dies durchaus in Uebereinstimmung mit der Entwicklung der betreffenden Fasern, da die Spinalganglien die eigentlichen Ursprungszellen der hinteren Wurzeln sind. Man hat sich der Degeneration durchschnittener Nervenstämme vielfach und mit bestem Erfolge bedient, um bei Wirbelthieren an den leicht erkennbaren Veränderungen der Markscheide den Verlauf bestimmter Faserzüge insbesondere auch innerhalb des Centralorganes (Rückenmark) zu erforschen, und es ist so z. B. gelungen, auf diesem Wege sehr genauen Aufschluss über den Aufbau der Hinterstränge des Rückenmarkes zu gewinnen.

Wir haben bisher angenommen, dass eine Nervenfaser von ihrem Ursprung bis zu ihrem Ende unter normalen Verhältnissen an allen Stellen ihres Verlaufes vollkommen gleichartig ist, d. i. keine wesentlichen Unterschiede in Bezug auf Erregbarkeit und Leitungsvermögen darbietet. Indessen ist diese Annahme keineswegs notwendig und wahrscheinlich auch nicht richtig. In der That sind seit lange Thatsachen bekannt, welche darauf hinweisen, dass verschiedene Strecken eines Nerven sich in der erwähnten Hinsicht keineswegs gleichartig verhalten. Als Maass der Erregbarkeit steht natürlich nur die durch einen Reiz von bestimmter Grösse ausgelöste Reaction des Erfolgsorganes zur Verfügung, und es beziehen sich daher fast alle hierhergehörigen Versuche auf elektrische Reizung motorischer Nerven, denn von allen Reizen ist einzig der elektrische einer genaueren Maassbestimmung zugänglich. Die Beziehungen, welche für eine und dieselbe Nervenstelle zwischen Reiz- und Erregungsgrösse sich ermitteln lassen, stimmen im Allgemeinen mit jenen überein, welche wir als für die directe Muskelreizung geltend oben bereits kennen gelernt haben. Reizt man eine Nervenstrecke mit allmählich zunehmenden einzelnen Inductionsströmen, so findet man, dass Ströme, deren Intensität unterhalb einer gewissen Grenze (Schwellenwerth) liegt, überhaupt nicht

erregend wirken, worauf mit wachsender Stromesintensität auch die Zuckungshöhen zunehmen, und zwar nach Fick (40) innerhalb gewisser Grenzen den Reizen proportional, nach Hermann (40) dagegen anfangs schneller und später immer langsamer. Die Verbindunglinie der Gipfelpunkte der einzelnen Zuckungen würde daher nach Fick bis zu dem Punkte, wo der „Maximalwerth" erreicht ist, eine schräg ansteigende Gerade, nach Hermann eine nach der Abscisse concave Curve darstellen.

Da es sich bei der Nervenreizung ohne Zweifel ganz ebenso wie bei der directen Muskelreizung, ja wohl überhaupt bei einer irgendwie bewirkten Erregung einer lebenden Substanz stets um Auslösung von Spannkräften handelt, so ist ohne Weiteres klar, dass zwischen Reizgrösse und Wirkung kein constantes Verhältniss bestehen kann. Es lässt sich daher auch nur in der Weise die Erregbarkeit eines Nerven mit der anderer Organe oder Nerven oder verschiedener Nervenstellen untereinander vergleichen, dass man den „Schwellenwerth" des elektrischen Reizes als (reciproken) Maassstab der Erregbarkeit benützt. Auf diese Weise konnte z. B. Rosenthal (41) die von vornherein sehr einleuchtende Thatsache feststellen, dass die specifische Erregbarkeit der Nervensubstanz grösser ist, als die des quergestreiften Muskels oder, wie man es wohl auch ausdrücken kann, die indirecte Erregbarkeit des Muskels grösser als die directe. R. legte den Nervus ischiadicus der Länge nach auf einen curarisirten Gastrocnemius. Durch Nerv und Muskel werden dann Inductionsströme geleitet, welche, da der Leitungswiderstand beider annähernd gleich ist, sich den Querschnitten proportional vertheilen, also in beiden mit gleicher Dichte fliessen. Bei allmählicher Steigerung der Stromstärke durch Annäherung der secundären Spirale an die primäre zuckt zuerst der indirect gereizte Muskel, der Nerv bedarf also schwächerer elektrischer Erregung. Von grossem Interesse sind die Resultate der Untersuchungen, welche nach der erwähnten Methode an verschiedenen Punkten eines und desselben Nerven angestellt werden.

Schon Budge (42) beobachtete, „dass die Schenkelnerven nahe ihrem Austritte aus dem Rückenmarke reizbarer sind, als ein Stück, welches weiter unten liegt, und dies wieder reizbarer, als das folgende u. s. w.". Er schloss daraus, „dass man eine um so grössere Kraft anwenden muss, um Zuckung hervorzubringen, je entfernter vom Ursprunge (Rückenmark) oder, was dasselbe ist, je näher der Insertion in den Muskel man einen Nerv reizt". Ausserdem fand Budge bei seinen Versuchen gewisse Stellen am Nerven, „welche viel erregbarer sind, als andere, die sowohl über als unter diesen Stellen liegen, und wiederum andere, welche sich durch ihre grosse Reizlosigkeit auszeichnen". Letztere belegt er mit dem Namen der „Knotenstellen" oder Knotenpunkte. Oft sei zu constatiren, dass Reizung einer Nervenstelle bei einer gewissen Stromstärke deutliche Zuckungen auslöst, während 1 mm davon entfernt bei derselben Stromstärke auch nicht eine Spur von Zuckung sich zeigt. Eine in dieser Beziehung am meisten ausgezeichnete Stelle liegt etwa im mittleren Drittel des Oberschenkels gerade da, wo ein starker Nervenast abgeht. Eine andere befindet sich sehr gewöhnlich nahe dem Abgang der motorischen Wurzeln. In der Folge fasste Pflüger (43) alle hierhergehörigen Thatsachen in dem Satze zusammen, dass „ein und derselbe Reiz,

welcher nacheinander zwei verschiedene Stellen des Nerven trifft, den Muskel nicht auf gleiche Weise erregt, sondern diejenige Reizung wirkt heftiger, welche die vom Muskel entferntere Stelle angreift". Nur die alleroberste, dem Querschnitt nächste Strecke war relativ weniger erregbar. Die Erregbarkeitscurve auf den Nerven als Abscissenaxe bezogen würde demnach nach Pflüger die Gestalt wie in Fig. 163 besitzen. Wie man sieht, zeigt dieselbe an der Stelle des Abgangs der Oberschenkeläste eine Knickung. Es fragt sich nun, ob die Ordinatenwerte dieser Curve wirklich als directe Maasse der Erregbarkeit betrachtet werden dürfen. Offenbar drücken dieselben nur die relative Grösse des Reizerfolges an den verschiedenen Nervenstellen aus, wobei für die Abnahme nach der Peripherie hin zwei Gründe denkbar sind. Entweder ist die Erregbarkeit des Nerven um so grösser, je näher die gereizte Stelle dem Centralorgan liegt, oder ein und derselbe Reiz ruft von jedem beliebigen Punkt der Nerven aus eine Erregung von derselben Stärke hervor, die Erregung selbst aber wächst mit der Länge des Weges, welchen sie bis zum Erfolgsorgan (dem Muskel) durchläuft. Pflüger entschied sich für die letztere

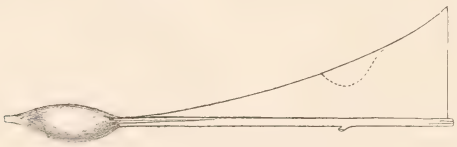


Fig. 163.

Annahme und folgerte aus den oben angeführten Thatsachen, dass die Erregung beim Ablauf durch den Nerven „lawinenartig anschwelle", während man von vorneherein eher das Gegentheil vermuthen möchte. Das lawinenartige Anschwellen würde, wie Hermann hervorhebt (Handbuch II., 1. p. 113), den wichtigen Schluss begründen, „dass die Leitung nicht einfach auf einer wellenartig von Theilchen zu Theilchen sich übertragenden Bewegung, sondern auf der Auslösung selbständiger Spannkräfte der Nerven beruhe, bei der die ausgelösten Kräfte in jedem folgenden Nervenelement um etwas grösser ausfallen, als im vorhergehenden." Bei der Tragweite dieser Folgerung war es von grösster Wichtigkeit, die zu Grunde liegende Thatsache weiter zu untersuchen. Wie Heidenhain (44) fand, liegt die Ursache der stärkeren Wirkung höher gelegener Strecken durchschnittener Nerven in der Nähe des künstlichen Querschnittes begründet. „Man kann sofort dem unteren Nervenende denselben hohen Grad von Wirksamkeit ertheilen, den eben das obere Ende hatte, wenn man weiter unten einen Querschnitt anlegt; der Querschnitt erhöht in seiner Nähe die Erregbarkeit. Also nicht der Abstand vom abgeschnittenen Ende ist für die Grösse der Wirkung maassgebend," und zwar gilt dies für jedes Stadium des Ueberlebens markhaltiger Nerven. Auf die eigentliche Ursache dieser auffallenden Wirkung des Querschnittes kann erst später näher eingegangen werden, wenn von dem Einfluss elektrischer Durchströmung auf die Erregbarkeit des Nerven die Rede sein wird.

Wenn es nun auch als sicher gelten darf, dass am durchschnittenen Nerven die ungleiche Erregbarkeit verschiedener Punkte vor Allem durch den Querschnitt bedingt wird, so liegen doch andererseits Angaben vor, wonach auch am undurchschnittenen Nerven regelmässige, locale Erregbarkeitsunterschiede vorkommen, und zwar sollen es insbesondere die Abgangsstellen von Nervenzweigen sein, die sich durch eine verschiedene Erregbarkeit auszeichnen. Nach Heidenhain l. c. ist am Ischiadicus vom Frosch die Erregbarkeit der 2 oberen Drittel im Allgemeinen höher als die des unteren Drittels. Die Curve zeigt einen Wendepunkt etwas oberhalb der Theilung des Ischiadicus in Peronaeus und Tibialis. An dieser selbst ist sie am kleinsten, in der Nähe der Abgangsstelle der Oberschenkeläste am grössten (Fig. 164). Noch complicirter würde sich nach Hermann und Fleischl (45) die Erregbarkeitscurve unversehrter Nerven gestalten, indem auch die Richtung der reizenden Ströme von ausserordentlicher Wichtigkeit für die Grösse des Erfolges ist; an den oberen Stellen des Hüftnerven sind absteigende, an den unteren

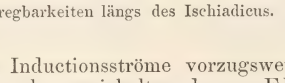


Fig. 164. Curve der Erregbarkeiten längs des Ischiadicus. (Nach Heidenhain.)

dagegen aufsteigende Inductionsströme vorzugsweise wirksam; ja die Sache wird dadurch noch verwickelter, dass v. Fleischl den ganzen Nerven in mehrfache derartige Strecken theilt, in deren oberen Abschnitten wesentlich die absteigenden, in deren unteren dagegen die aufsteigenden und in deren mittleren Stellen (den „Aequatoren“ oder Folgepunkten) beiderlei Ströme gleich wirksam sind.

Allen diesen Angaben gegenüber erscheint es von vorneherein am wahrscheinlichsten, dass der normale Nerv des lebenden Thieres an allen Stellen seines Verlaufes von gleicher Erregbarkeit ist. Zur Constatirung dieser Thatsache eignet sich aus später zu erörternden Gründen der elektrische Reiz weniger als chemische oder mechanische Reizung. Mittels letzterer hat Tiegerstedt (46) in der That die gleiche Erregbarkeit aller Punkte des unversehrten Nerven festgestellt. Es existirt demgemäss auch kein lawinenartiges Anschwellen der Erregung, wenigstens ist keine Thatsache bekannt, welche ein solches anzunehmen zwingen würde.

Gewisse Verschiedenheiten, die sich aber nicht sowohl als locale Unterschiede der eigentlich erregbaren Substanz des Axencylinders, als vielmehr durch eine local verschiedene Entwicklung der umhüllenden Markscheide bedingt erweisen, scheinen nichtsdestoweniger zwischen den centraler gelegenen Nervenstrecken und peripheren zu bestehen. Darauf deuten nicht nur gewisse histologische Befunde (Clara Halperson, 47), sondern auch der Umstand hin, dass das obere Ende des Ischiadicus vom Frosche Giftwirkungen (Alkohol etc.) leichter zugänglich ist, als tiefere Abschnitte.

Durch die Untersuchungen von Clara Halperson erscheint es für den elektrischen, durch die Beobachtungen von Efron (48) für

andersartige (chemische, thermische, mechanische) Reize sichergestellt, dass die Anspruchsfähigkeit oberer Nervenstrecken an sich wesentlich grösser ist und durch erregbarkeitssteigernde Substanzen, sowie durch Wärme viel rascher und stärker erhöht wird, als die unterer Abschnitte. Auch bei Anwendung schädlich wirkender Substanzen oder von Kälte zeigt sich eine frühere Beeinträchtigung oberer Strecken. So fand Efron, dass, wenn von 2 gleichlangen und gleich erregbaren Nerven eines Frosches der eine nur oben, der andere nur unten mit verdünntem Amylalkohol behandelt wird, die Erregbarkeit der oberen Nervenstrecke schon völlig erloschen ist, während sie unten noch besteht. Bei dem innigen Zusammenhang, welcher zweifellos zwischen Erregbarkeit und Leitungsvermögen angenommen werden muss, erscheint es nicht auffallend, dass ebenso wie die Erregbarkeit der höheren und tieferen Stellen auch deren Leitungsvermögen verschieden schnell beeinflusst wird. Nach Efron, welcher durch Behandlung mit Amylalkohol die Erregbarkeit in einer mittleren Strecke des Nerven herabsetzte und sowohl die örtliche Anspruchsfähigkeit wie die Erregbarkeit einer höher oben und einer tiefer unten gelegenen Stelle vergleichend prüfte, nimmt die erstere zunächst rascher ab, als die Leitungsfähigkeit, indem wie im Grünhagen'schen Versuch mit localer Kohlensäurenarkose die Erregbarkeit der geschädigten Stelle schon erheblich abgenommen hat, während sie oberhalb noch unverändert erscheint. In einem späteren Stadium dagegen beobachtet man ein umgekehrtes Verhalten: das Leitungsvermögen ist gänzlich erloschen, die örtliche Erregbarkeit aber noch in geringem Grade erhalten.

Alle bisher besprochenen Thatsachen betreffs der Erregbarkeit der Nerven im Verlaufe beziehen sich auf das gewöhnlich benützte Nervmuskelpräparat vom Frosch, d. i. den Musculus gastrocnemius in Verbindung mit dem Nervus ischiadicus. Benützt man jedoch den ganzen Schenkel und prüft auch die Reaction der andern von demselben Nervenstamm versorgten Muskeln bei Anwendung verschiedener Stromstärken, so stellt sich das bemerkenswerthe Resultat heraus, dass bei einer und derselben Stromstärke keineswegs alle Muskeln gleichzeitig in den Zustand der Erregung gerathen; vielmehr zeigt sich, dass am Froschschenkel bei schwachen Reizen, welche den gemeinsamen Nervenstamm treffen, eine Bewegung im Sinne einer functionell bestimmten Gruppe von Muskeln, die also die mehr erregbaren sind, auftritt, während bei stärkeren Reizen eine Bewegung im Sinne einer anderen functionell bestimmten, aber minder erregbaren Gruppe von Muskeln erfolgt. Der ersteren Gruppe von Muskeln gehören, wie Ritter schon im Anfange des Jahrhunderts beobachtete, die Beuger, der letzteren die Strecker an. Seine vielfach unklaren, mit der Mystik naturphilosophischer Betrachtungen verwebten Auseinandersetzungen gipfeln in der Annahme einer „beschränkten, bedingten, endlichen" Erregbarkeit der Beuger und einer „unbeschränkten, unbedingten, unendlichen" der Strecker. Diesen Behauptungen Ritter's wurde vielfach widersprochen, und auch Du Bois Reymond, der in seinem grossen Werke auf die Arbeiten Ritter's zu sprechen kam, hält dessen Angaben für sehr unwahrscheinlich und meint, man solle sie so lange für beseitigt ansehen, bis erneute, unzweideutige Untersuchungen darüber angestellt seien.

Dieser Aufgabe hat sich im Jahre 1874 Rollett (49) unterzogen, welcher die Ritter'schen Beobachtungen wieder der Vergessenheit entriss und sie durch zahlreiche neue Versuche bestätigte. Er bediente sich nicht wie Ritter des Kettenstromes, sondern rasch aufeinanderfolgender, tetanisirender Inductionsströme. Es ist nun in der That sehr leicht sich davon zu überzeugen, dass bei schwächsten Reizen zunächst diejenigen Muskeln in tetanische Contraction gerathen, welche den Fuss und die Zehen nach vor- und aufwärts bewegen, sowie die Zehen abduciren (M. tibialis antic., peronaeus, flexor tarsi anterior und posterior, M. extensores, abductores digit. und Interossei); bei stärkerer Reizung des gemeinsamen Nervenstammes werden dagegen die Strecker des Fusses nach rück- und abwärts, sowie die Adductoren der Zehen erregt. Die erstere Gruppe („Beuger") versorgt vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich der Nervus peronaeus, die letztere der Nervus tibialis, so dass an dem gewählten Präparat (Unterschenkel des Frosches) der günstige Fall der Vereinigung aller oder doch der meisten für antagonistische Muskelgruppen bestimmten Fasern eines Nervenstammes in zwei besondere Aeste der nächsten Ordnung vorliegt. Bei weiteren Versuchen liess Rollett isolirt die Contraction der antagonistischen Muskelgruppen sich verzeichnen, wobei sich herausstellte, dass im Anfang wirklich nur die Beuger sich verkürzten, die Strecker aber nicht, und dass für anwachsende Reize dann zu einer stärkeren Beugung eine schwache Streckung sich gesellte, worauf endlich die Contraction der Strecker mehr zunahm, als jene der Beuger. Dadurch, dass Rollett die antagonistischen Muskeln an einem und demselben Hebel gegen einander wirken liess (Antagonistograph) und den Erfolg der Gegenwirkung graphisch verzeichnete, gelangte er schliesslich auch zu der Ueberzeugung, dass bei der Erregung vom Nerven aus die Beuger auf schwächere Reize ein höheres Maass der Leistung ergaben, als die Strecker. Im Sinne der Beuger erfolgt bei allmählich gesteigerter Reizstärke die Bewegung bis zu einem bestimmten Wendepunkte, wo sie von den Streckern überwunden werden; zwischendurch liegt ein Stadium des „Kampfes" beider antagonistischen Wirkungen. Derselbe Unterschied in der Erregbarkeit der Beuger und Strecker ist, wie Frl. Völklin (Hermann's Handb. I. 1. p. 113) fand, auch beim Kaninchen nachweisbar. Es hat sich ferner herausgestellt, dass ausser dem elektrischen Reize auch mechanische und chemische Reizung das Phänomen hervorzurufen geeignet ist. (Osswald 50.) Durch vorsichtige Abstufung der Stärke der Schläge eines dem Heidenhain'schen Tetanomotor nachgebildeten Apparates gelang es Osswald, bei schwächster Reizung des Nervenstammes, sowohl an Fröschen wie insbesondere an den hierzu sehr geeigneten Kröten, zunächst deutliche Beugungen zu erzielen, die bei allmählicher Verstärkung der Reize mit Streckungen abwechselten; schliesslich überwogen aber völlig die Strecker, und es trat Tetanus in Streckung ein. Dieselbe Erscheinung wiederholte sich auch bei chemischer Reizung mit Chlornatrium und anderen Salzen.

Auch an anderen mit antagonistisch wirkenden Muskeln ausgestatteten Theilen ist man auf analoge Unterschiede der Erregbarkeit der betreffenden Nervmuskelapparate gestossen. So fand Grützner

(51), dass bei Reizung des Nervus vagus mit schwachen Strömen sich wesentlich die Verengerer der Stimmritze, bei starker Reizung regelmässig die Erweiterer derselben contrahiren. Fränkel und Gad (52) zeigten, dass die Wirkung allmählicher Abkühlung des Nervus recurrens darin besteht, den Muskulus crico-arytänoïdeus posticus früher als die Glottisschliesser zu lähmen, und Semon und Horsley (53) constatirten einen peripheren differenzirenden Einfluss des Aethers auf die Kehlkopfmuskeln in demselben Sinne.

Am allerauffallendsten machen sich jedoch Unterschiede der Erregbarkeit functionell verschiedener Nervmuskelapparate geltend bei gewissen Wirbellosen, so vor Allem an der Krebsscheere. Hier war es schon Richet und Luchsinger (54) aufgefallen, dass eine schwache Reizung des Scheerennerven zu einer Oeffnung, eine starke

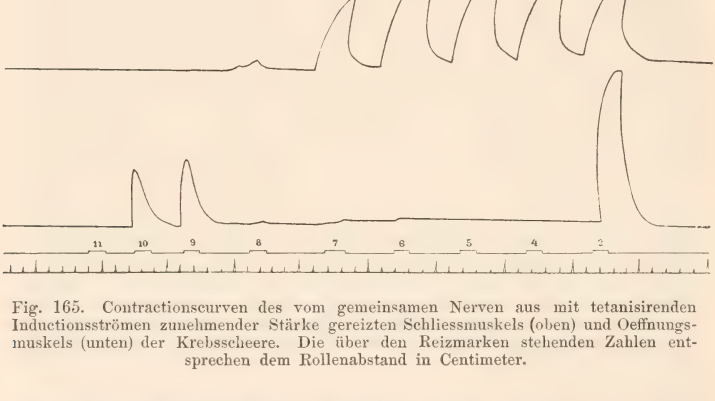


Fig. 165. Contractionscurven des vom gemeinsamen Nerven aus mit tetanisirenden Inductionsströmen zunehmender Stärke gereizten Schliessmuskels (oben) und Oeffnungsmuskels (unten) der Krebsscheere. Die über den Reizmarken stehenden Zahlen entsprechen dem Rollenabstand in Centimeter.

dagegen zu einer Schliessung der Scheere führt. Fick (55), welcher schon gegen Rollett's erste Versuche am Froschschenkel Bedenken geltend gemacht hatte, die sich später als unbegründet erwiesen, versuchte auch die Beobachtungen Richet's und Luchsinger's rein mechanisch, durch die anatomischen Verhältnisse der bewegenden Muskeln, zu erklären. Indessen lässt sich dies leicht als irrig erweisen (Biedermann 56). Reizt man den Scheerennerv mit den Wechselströmen eines Schlittenapparates, indem man zwei Platinspitzen durch das zweite oder dritte Armglied einsticht, nachdem eine Einrichtung getroffen wurde, um die Gestaltveränderungen beider antagonistischen Muskeln des Präparates gleichzeitig graphisch zu verzeichnen, indem jeder Muskel seine Bewegung auf einen besonderen Hebel überträgt, so macht sich zunächst die schon erwähnte, auch an der ganzen, unverschrten Scheere hervortretende Thatsache geltend, dass im Allgemeinen der Oeffnungsmuskel bei schwacher, der Schliessmuskel bei starker Reizung des Nerven sich contrahirt.

Wenn man die Stromstärke durch allmähliches Verschieben der secundären Rolle verstärkt und bei jeder neuen Lage die Reizerfolge

prüft, so sieht man, falls es sich um tonusfreie Muskeln handelt, in der Regel bei einem gewissen Rollenabstand zunächst nur den Oeffnungsmuskel allein reagiren. Die Wirkungen nehmen dann bei Verstärkung der Reizung bis zu einer gewissen Grenze zu und wieder ab, um gänzlich zu verschwinden, ohne dass der Schliessmuskel während dieser Zeit merkliche Gestaltveränderungen erkennen lässt. Man kann unter Umständen die Rollen einander noch beträchtlich nähern, ohne an einem der beiden Muskeln während der Reizung irgendwelche Erregungserscheinungen wahrzunehmen. Erst über eine gewisse Grenze der Stromstärke hinaus beginnt der Schliessmuskel zu reagiren, dessen Contractionen dann bis zu dem erreichbaren Maximum der Stromstärke jede Reizung begleiten, ohne dass dabei auch der Oeffner merklich reagirte. Sehr oft hat man jedoch Gelegenheit, zu beobachten, dass bei geringem Rollenabstande nach Ende der Reizung eine Zusammenziehung des Oeffnungsmuskels eintritt (Fig. 165 und 166).

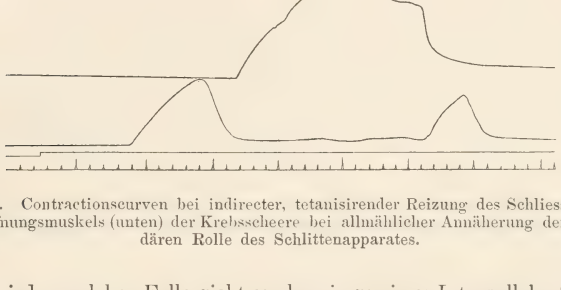


Fig. 166. Contractionscurven bei indirecter, tetanisirender Reizung des Schliess- (oben) und Oeffnungsmuskels (unten) der Krebsscheere bei allmählicher Annäherung der secundären Rolle des Schlittenapparates.

In jedem solchen Falle giebt es also ein gewisses Intervall der Stromstärke, wo weder der eine noch der andere der beiden antagonistischen Muskeln auf Reizung des zugehörigen Nerven reagirt. Die Grösse dieser „neutralen Zone“ scheint in verschiedenen Fällen sehr verschieden zu sein. Es ist indessen besonderer Nachdruck auf den Umstand zu legen, dass eine neutrale Strecke im strengen Sinne des Wortes durchaus nicht immer nachweisbar ist, ja dass ihr Vorkommen nicht einmal die Regel zu sein scheint, wenn man darunter ein Intervall der Stromstärke versteht, bei welchem keiner der beiden Muskeln auch nur spurweise reagirt. Es lässt sich allerdings immer ein Rollenabstand auffinden, wo die Contraction des Oeffners sowohl wie die des Schliessers sehr schwach ist, allein es gelingt nicht immer, die Reizung ganz erfolglos zu machen. Auch genügt in einem solchen Falle meist eine sehr geringe Verschiebung der secundären Spirale in der einen oder anderen Richtung, um entweder maximale Contractionen des Schliessers oder solche des Oeffners auszulösen.

Um sich von dem Vorhandensein oder Fehlen einer „neutralen Strecke“ rasch und sicher zu überzeugen, ist es am zweckmässigsten, den Nerven dauernd zu reizen und dabei die Rollen des Inductionsapparates allmählich und stetig zu nähern. Man sieht dann zuerst den Oeffnungsmuskel sich contrahiren und wieder erschlaffen, dann folgt entweder die neutrale Strecke, oder es schliesst sich an die

Erschlaffung des Oeffners unmittelbar die Zusammenziehung des Schliessmuskels an (Fig. 166).

Obschon daher, wie aus den geschilderten Untersuchungen hervorgeht, die Wechselbeziehung zwischen beiden Antagonisten nicht eine derartige ist, dass die Erregung des einen die des anderen unter allen Umständen ausschliessen würde, so ist dies doch thatsächlich oft genug der Fall. Ausnahmslos aber findet man, dass bei stärkster Erregung des Schliessmuskels der Oeffnungsmuskel in Ruhe verharrt und umgekehrt bei stärkster Erregung des Oeffnungsmuskels der Schliessmuskel.

Wie bei dem gewöhnlichen Ritter-Rollett'schen Phänomen lässt sich auch hier die analoge Wirkung mechanischer und chemischer Reize demonstriren. So ist stets leicht zu beobachten, dass unmittelbar nach dem Abschneiden der Scheere regelmässig die Wirkung des Oeffnungsmuskels überwiegt, nachdem im Momente der Schnittführung eine rasch vorübergehende Schliessung eingetreten ist.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass es sich hier um eine complicirte Wirkung des mechanischen Reizes auf die Nerven beider Muskeln handelt, über die sich ein sicheres Urtheil erst bei weiteren Untersuchungen wird gewinnen lassen; nicht minder auffallend ist die Thatsache, dass in der Mehrzahl der Fälle bei chemischer Reizung des Scheerennerven (durch Eintauchen eines frisch angelegten Querschnittes des Scheerenarmes in concentrirte NaCl-Lösung) die Wirkung des Oeffners überwiegt, während doch andererseits auch der Schliessmuskel durch dasselbe Reizmittel in kräftigste Contraction versetzt werden kann, wie sich insbesondere dann zeigt, wenn der Oeffnungsmuskel vorher durchschnitten wurde.

Die Innervationsverhältnisse der antagonistischen Scheerenmuskeln des Krebses gestalten sich nun aber dadurch noch wesentlich complicirter, dass jeder der beiden Muskeln ausser von motorischen auch sicher noch von hemmenden Nervenfasern innervirt wird, welche hinsichtlich ihrer Erregbarkeitsverhältnisse sich gerade entgegengesetzt verhalten, wie die motorischen Nerven. Es muss hierbei vorausgeschickt werden, dass sowohl der Schliessmuskel wie der Oeffnungsmuskel oft, ja in der Regel, eine Art von Tonus erkennen lassen, der in jedem Falle, besonders deutlich nach Durchschneidung des Antagonisten hervortritt. Reizt man nun in einem solchen Falle (nach Durchschneidung des Oeffners) den Nerven des Scheerenarmes mit tetanisirenden Wechselströmen, während die secundäre Rolle der primären allmählich genähert wird, so sieht man regelmässig als ersten Erfolg der Reizung des Nerven eine Oeffnung der Scheere eintreten, welche unter den gegebenen Bedingungen nur durch eine Erschlaffung und dadurch bewirkte stärkere Dehnung des Schliessmuskels bedingt sein kann. Verstärkt man hierauf vorsichtig die Reizung durch langsames Nähern der Rollen, so nimmt in der Regel zunächst der gleiche Erfolg noch an Stärke zu, bis endlich bei einem gewissen, meist geringen Rollenabstand jeder Reizung eine kräftige Schliessung der Scheere folgt, die während der ganzen Dauer des Tetanisirens anhält. Schwächt man hierauf wieder die Intensität der Inductionsströme ab, so tritt abermals der entgegengesetzte Erfolg, d. i. Erschlaffung des Muskels, ein. Mit dem allmählichen Schwinden der tonischen Verkürzung werden natürlich auch die sichtbaren Reizerfolge einsinnig

und bestehen nur mehr in Schliessung der Scheere, d. i. Verkürzung des Muskels. Das Gleiche ist selbstverständlich auch bei solchen Präparaten der Fall, deren Schliessmuskel von vornherein keinen merklichen Tonus zeigt. Entsprechend dem Charakter dieses Muskels als eines quergestreiften erfolgen die erwähnten Gestaltsveränderungen im Allgemeinen ziemlich rasch. Verzeichnet man dieselben graphisch (Fig. 167), so sinkt die Curve bei langsamer Bewegung der Schreibfläche im Beginne des Tetanisirens fast rechtwinkelig ab, indem der Muskel plötzlich stark und oft sogar maximal erschlafft. An der Grenze der Stromstärke, bei welcher die hemmende Wirkung der Nervenreizung in ihr Gegentheil umschlägt, sind die Reizerfolge nicht selten doppelsinnig, und treten mannigfache Unregelmässigkeiten auf.

Auch in Fällen, wo der natürliche Tonus fehlt, lassen sich unter Umständen die hemmenden Wirkungen der Nervenreizung nachweisen, wenn der erschlaffte, ruhende Muskel künstlich in einen dauernden oder rhythmisch unterbrochenen Erregungszustand versetzt wird. Dies gelingt leicht, wenn man bei schwingendem Hammer des Schlittenapparates in den Kreis der secundären Spirale ein Metronom einschaltet, welches gestattet, dem Schliessmuskel direct mittels zwei durch die Chitinschaale der Scheere gestochener Platinspitzen in beliebigem Rhythmus Gruppen von Inductionsschlägen zuzuführen und so regelmässige, rhythmische Contractionen auszulösen, die nun durch gleichzeitige Nervenreizung in ähnlicher Weise beeinflusst werden können, wie die natürlichen Herzpulse durch den Nervus vagus. Handelt es sich um ein Präparat, dessen Schliessmuskel in Folge der directen rhythmischen Reizung in einem Zustand mittlerer Zusammenziehung dauernd verharrt und so zu sagen nur um seine neue Gleichgewichtslage im Rhythmus der Metronomschläge schwankt, so beobachtet man im Beginn einer wirksamen, hemmenden Nervenreizung mittels tetanisirender Inductionsströme, ganz wie beim Vorhandensein eines natürlichen Tonus, eine mehr oder minder rasch eintretende Erschlaffung, welche sich je nach Umständen bei graphischer Verzeichnung bald nur durch eine mässige, flache Einbiegung, bald durch einen steilen, der völligen Erschlaffung des Muskels entsprechenden Abfall der Curve verräth. Ersterenfalls, wie fast immer bei schwächster, nur eben wirksamer Reizung des Nerven, bleibt die Grösse der aufgesetzten rhythmischen Schwankungen in der Regel unverändert oder erleidet doch nur unwesentliche Veränderungen. Ganz anders verhält sich dies jedoch bei stärkerer Reizung. Dann beobachtet man fast immer gleichzeitig mit der Erschlaffung des Muskels und dem dadurch bedingten Absinken der Curve eine merkliche und in der Regel sogar sehr beträchtliche Verkleinerung der Höhe der einzelnen Contractionen, ohne dass selbstverständlich deren Rhythmus geändert würde. Es kann dies soweit gehen, dass im Zustande der stärksten Erschlaffung die Gestaltveränderungen des Muskels ganz unmerklich werden oder nur als leichte, wellenförmige Erhebungen der Curve angedeutet erscheinen (Fig. 168). Es gewinnen dann derartige graphische Dar-

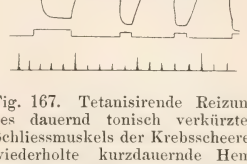


Fig. 167. Tetanisirende Reizung des dauernd tonisch verkürzten Schliessmuskels der Krebsscheere; wiederholte kurzdauernde Hemmung (Erschlaffung) während jedesmaliger Reizung des Nerven.

stellungen der in Rede stehenden Hemmungswirkung oft eine gewisse äusserliche Aehnlichkeit mit kymographischen Curven, welche den hemmenden Einfluss des gereizten Vagus auf die Herzbewegung darstellen.

Wenn sich schon aus solchen Versuchen mit aller Sicherheit ergiebt, dass neben oder besser mit der Erschlaffung des Muskels gleichzeitig auch eine Verkleinerung der künstlich bewirkten rhythmischen Contractionen einhergeht, so lässt sich diese Thatsache doch noch viel besser in allen den Fällen constatiren, wo der Muskel Zeit hat, zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Reizen wieder vollständig zu erschlaffen. Denn es verräth sich dann der Erfolg wirksamer Hemmung überhaupt nur durch eine mehr oder minder beträchtliche Abnahme der Höhe der einzelnen Zuckungen oder richtiger kurzen Tetani

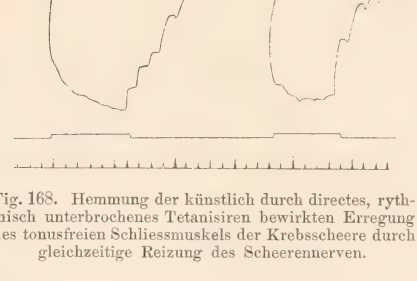


Fig. 168. Hemmung der künstlich durch directes, rythmisch unterbrochenes Tetanisiren bewirkten Erregung des tonusfreien Schliessmuskels der Krebsscheere durch gleichzeitige Reizung des Scheerennerven.

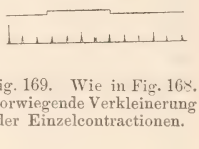


Fig. 169. Wie in Fig. 168. Vorwiegende Verkleinerung der Einzelcontractionen.

(Fig. 169). Es erinnern solche Curvenreihen unmittelbar an die von Heidenhain und Löwit mitgetheilten Beispiele, welche die Erfolge schwächster Vagusreizungen auf die rhythmischen Contractionen des Froschherzens darstellen, und aus denen zu ersehen ist, dass als erster Effect der hemmenden Wirkung eine Verkleinerung der Einzelpulse eintritt.

Das geschilderte Verhalten der Muskeln der Krebsscheere, welches wohl kaum anders als durch die Annahme von zwei verschiedenen, antagonistisch wirkenden Fasergattungen, welche in einem und demselben Nervenstamm vereinigt zum Schliessmuskel hinziehen, erklärt werden kann, steht keineswegs ohne Analogie da. Schon vor längerer Zeit theilte Pawlow (57) Beobachtungen an den Schliessmuskeln der Schaalen von Anodonta mit, aus denen sich ergiebt, dass zu demselben ebenfalls 2 Arten von Nervenfasern gehen, die einen motorische, welche Verkürzung des Muskels veranlassen, die anderen hemmende, mit jenen gemeinsam verlaufend, welche den verkürzten Zustand des Muskels aufheben und Erschlaffung desselben herbeiführen. Durch geeignete Reizung kann man auch hier bald die eine, bald die andere Wirkung deutlicher hervortreten sehen. Doch bietet die Krebsscheere der Untersuchung insoferne wesentliche Vortheile, als es sich hier um quergestreifte Muskeln handelt, deren Reactionen unvergleichlich rascher erfolgen, als die des trägen, glatten Muschel-

muskels, bei welchem letzteren ausserdem auch noch der Umstand zu berücksichtigen bleibt, dass zwischen Nerv und Muskel Ganglienzellen eingeschaltet liegen, deren Einfluss sich nur schwierig ausschliessen lässt.

Auch der Herzmuskel wird von functionell verschiedenen, antagonistisch wirkenden Nervenfasern versorgt, welche bei manchen Wirbelthieren in einem Stamme vereinigt, bei anderen getrennt verlaufend Unterschiede der Erregbarkeit erkennen lassen, die in mancher Beziehung den im Vorstehenden besprochenen vergleichbar sind. So haben Heidenhain (58) und später Löwit gezeigt, dass bei den schwächsten, eben wirksamen Strömen, die auf den Nervus vagus des Frosches einwirken, immer zunächst die hemmende Wirkung hervortritt, dass es nie gelingt, unter diesen Umständen eine Beschleunigung der Herzthätigkeit zu erzielen. Immer kommt eine solche erst bei höheren Stromstärken zur Beobachtung, als die Hemmung, so dass unter der Voraussetzung von zweierlei Fasern den hemmenden im Allgemeinen eine leichtere Anspruchsfähigkeit zuzuschreiben wäre, als den accelerirenden. [Aehnliche Verhältnisse findet man auch bei Warmblütern (Vagus, Accellerans); (vergl. Meltzer 58).] Dagegen fand Löwit (l. c.), dass die ersteren durch gewisse chemische Substanzen früher geschädigt werden, als die letzteren. Wird der Vagusstamm beim Frosch mit KNO_3 ($^1/_{4}$ %) behandelt, so lässt sich ein Stadium finden, wo Reizung des Nerven stets nur Beschleunigung der Herzthätigkeit auslöst, während unterhalb der kalisirten Stelle gleiche Reizung nur Hemmung bewirkt. Durch Auslaugen des Nerven mit 0,6 % NaCl-Lösung gelingt es in allen Fällen, diese Wirkung des Kali wieder zum Verschwinden zu bringen, und man kann so die Umwandlung des Vagus in einen Beschleunigungsnerven und aus diesem wieder in einen Hemmungsnerven einige Mal an demselben Präparat wiederholen. Aehnlich wie KNO_3 wirken auch noch andere Substanzen (l. c. p. 493), sowie starke Abkühlung (Eis). Auch in nächster Nähe eines künstlichen Querschnittes scheinen Veränderungen Platz zu greifen, welche sich durch ein verschieden rasches Sinken der Erregbarkeit der beiden antagonistischen Fasergattungen kundgeben. Legte Löwit die Elektroden bei geringer Spannweite (1 mm) derart an den durchschnittenen Vagus, dass die eine Elektrode unmittelbar am Querschnitt sich befindet, so zeigte sich bei einer gewissen Stromstärke und aufsteigender Richtung der einzelnen Inductionsströme stets eine deutliche Beschleunigung der Herzthätigkeit, während einfache Umkehr der Stromesrichtung eine exquisite Hemmung hervorruft. Es ist dies zweifellos darauf zu beziehen, dass, wie später gezeigt werden wird, in beiden Fällen die Erregung thatsächlich an verschiedenen Stellen des Nerven erfolgt (im ersteren Falle näher dem Querschnitt), deren verschiedene Anspruchsfähigkeit auch eine Verschiedenheit der Reizerfolge bedingt. Kann es also einerseits nicht zweifelhaft sein, dass im Nervus vagus des Frosches besondere beschleunigende und hemmende Nervenfasern vorhanden sind, so ist auf der anderen Seite nicht minder sicher, dass die Erregbarkeit beider Faserarten eine verschiedene ist, und zwar haben wir Grund, anzunehmen, dass die Beschleunigungs(Verstärkungs-) Fasern minder erregbar als die hemmenden Fasern, dagegen resistenter gegen alle Vorgänge sind, welche die Erregbarkeit beider Faserarten zu vernichten drohen.

Man wird durch dieses Verhalten sofort an die analogen Erregbarkeitsverhältnisse der gefässverengernden Fasern erinnert in einem Stamme, der gefässverengernde und gefässerweiternde Fasern gleichzeitig führt.

Bemerkenswerth ist nur, dass es keineswegs die functionell gleichwerthigen Fasern sind, welche auch in Bezug auf ihre Erregbarkeitsverhältnisse bez. ihre Resistenzfähigkeit übereinstimmen, indem sich Analogien zwischen den Herzhemmungsfasern und den Vasoconstrictoren einerseits, den Accelleratoren des Herzens und den Vasodilatatoren andererseits herausstellen, ein gegensätzliches Verhältniss, welches seinen schärfsten Ausdruck in den Erregbarkeitsverhältnissen der motorischen und hemmenden Fasern der antagonistischen Scheerenmuskeln des Krebses findet, wo man sich zu der Annahme gezwungen sieht (auf Grund der mitgetheilten Thatsachen), dass jeder der beiden Muskeln von zweierlei, functionell verschiedenen (motorischen und hemmenden) Fasern versorgt wird, die sich hinsichtlich ihrer Erregbarkeit nicht nur quantitativ verschieden verhalten, indem je nach der Stärke der Reizung die eine Wirkung immer früher als die andere in durchaus bestimmter und gesetzmässiger Weise hervortritt, sondern dass auch qualitative Unterschiede bestehen, indem die Hemmungsfasern des einen Muskels hinsichtlich ihrer Erregungsbedingungen den motorischen Fasern der Antagonisten im Allgemeinen entsprechen.

Dass ähnliche Unterschiede der Erregbarkeit, wie sie im Vorstehenden für centrifugal leitende Nervenfasern beschrieben wurden, auch bei centripetal leitenden Fasern vorkommen, dafür scheint der mit der Stärke der Reizung wechselnde Erfolg der Erregung des centralen Vagusstumpfes zu sprechen. Es darf als sicher bewiesen gelten, dass im Vagus zweierlei Faserarten enthalten sind, welche das Athmungscentrum in entgegengesetztem Sinne beeinflussen; während die einen bei ihrer Erregung inspiratorisch wirken, ist bei den anderen das Gegentheil der Fall. Reizt man mit Inductionsströmen, deren Intensität möglichst vorsichtig abgestuft wird, so beobachtet man (bei Kaninchen) in der Mehrzahl der Fälle als ersten Reizerfolg das Eintreten längerer oder kürzerer exspiratorischer Pausen oder eine Abflachung der Athmung bei Exspirationsstellung, während stärkere Reizung stets inspiratorisch wirkt. Vielleicht beruht auch die ausgeprägt exspiratorische Wirkung chemischer Reize vor Allem auf ihrer geringeren Intensität. Nach Meltzer (l. c. p. 385) hätte man sogar Grund, im Vagusstamm, ähnlich wie im Scheerennerven des Krebses, 4 verschiedene Faserarten anzunehmen: a) inspiratorische, b) inspirationshemmende, c) exspiratorische, d) exspirationshemmende. Es ist sehr bemerkenswerth, dass auch in diesem Falle eine Abstufung der Reizbarkeit zu bestehen scheint, die unmittelbar an das Verhalten der Scheerenmuskeln erinnert, indem die exspirationshemmenden Fasern vornehmlich bei einer Reizstärke erregt werden, welche gleichzeitig ausreicht, die Inspiratoren zu erregen. Bei fast derselben Reizstärke würden hiernach die Inspiratoren erregt und die Antagonisten derselben gehemmt.

In allen den besprochenen Fällen, wo sich bei verschiedener Reizintensität Unterschiede der Reizerfolge in den von einem und demselben Nervenstamm versorgten peripheren oder centralen Endorganen

geltend machen, bleibt es vorerst immer noch fraglich, ob die beobachteten Verschiedenheiten der Reactionsweise nur auf entsprechenden Unterschieden der Erregbarkeit der zugehörigen Nervenfasern oder auch der Endorgane selbst oder beider beruhen. Rollett neigt sich für den von ihm untersuchten Fall der Ansicht zu, dass, da bei directer Reizung der Muskeln der Unterschied nicht hervortritt, die Ursache des Ritter-Rollett'schen Phänomens lediglich in Eigenschaften der Nerven gelegen ist, wobei er freilich unentschieden lässt, ob nur in einer verschiedenen Erregbarkeit der für verschiedene Muskeln bestimmten Fasern. Dagegen hält es Grützner (59) für wahrscheinlich, dass bei dem in Rede stehenden Phänomen auch physiologische Verschiedenheiten der Muskelgruppen der Beuger und Strecker, also wohl des gesammten Nervmuskelapparates beider in Betracht kommen.

Er stützt sich dabei hauptsächlich auf eine Reihe schon früher erwähnter Thatsachen, welche zeigen, dass physiologische Verschiedenheiten der betreffenden Muskelgruppen thatsächlich bestehen und vor Allem darauf, dass es gelingt, das Ritter-Rollett'sche Phänomen auch nach Ausschaltung der Nerven und ihrer Endigungen (durch Curare) zu erzeugen (l. c. p. 231).

Wie die vorstehenden Beispiele genügend darthun, unterliegt es grossen, ja kaum zu überwindenden Schwierigkeiten, die specifische Erregbarkeit verschiedener Nerven vergleichend zu untersuchen, da man lediglich auf die Reaction der in Bezug auf ihre Erregbarkeitsverhältnisse so sehr verschiedenen peripheren oder centralen Endapparate angewiesen ist. Macht sich dies schon bei functionell gleichartigen Endorganen, wie z. B. quergestreiften und glatten Muskeln, geltend, so ist eine Vergleichung der Erregbarkeit von Nerven, deren Wirkungsenden mit functionell verschiedenen Endorganen verknüpft sind, vollends ganz unmöglich. Es zeigt sich dies auf das deutlichste, wenn man etwa die Bedingungen für die Auslösung reflectorischer Muskelcontractionen mit jenen der directen Reizung motorischer Nerven vergleicht. Die grossen Unterschiede, welche in beiden Fällen hervortreten, werden, wenn überhaupt, nur zum kleinsten Theil auf specifische Verschiedenheiten der Nervenfasern selbst zu beziehen sein, sondern vielmehr in den schon früher hervorgehobenen, besonderen Eigenschaften der Nervenzellen gesucht werden müssen.

Die allerauffallendste Thatsache auf diesem ganzen Gebiete ist die, dass ein einmaliger, kurzer Reizanstoss, gleichviel ob es sich um mechanische oder elektrische Reizung handelt, zwar mit Sicherheit eine Zuckung auslöst, wenn der motorische Nerv eines quergestreiften Muskels direct getroffen wird, aber nicht annähernd mit gleicher Sicherheit, wenn es sich um eine reflectorische Erregung handelt. Ja es gilt im letzteren Falle sogar als Regel, dass ein kurzdauernder, einmaliger Reiz, wenn überhaupt, nur bei sehr hoher Intensität sich wirksam erweist. Dass die Ursache hierfür nicht sowohl in besonderen Eigenschaften der centripetal leitenden Nervenfasern, als vielmehr in den abweichenden Erregbarkeitsverhältnissen der reflectirenden Centralorgane (Nervenzellen) gesucht werden muss, lässt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit schon auf Grund der früher besprochenen Thatsachen betreffs der Erregungsleitung innerhalb der Fasern und Zellen erwarten. Es wurde dort wahrscheinlich gemacht, dass die Nervenzellen der Fortleitung des Erregungsprocesses

und daher wohl auch der Erregung selbst einen gewissen Widerstand darbieten, der sich einerseits in einer mehr oder minder erheblichen Verzögerung der Leitung, andererseits aber in der noch zu besprechenden geringeren Labilität der Gangliensubstanz gegen kurze Reizanstösse geltend macht. So sehr daher auf der einen Seite die grosse Empfindlichkeit der Nervenzellen gegen irgendwelche Schädlichkeiten in die Augen springt, so sehr muss andererseits betont werden, dass dieselben in Bezug auf ihre Erregbarkeitsverhältnisse vielmehr den minder reizbaren, trägeren, glatten Muskeln, als den rasch reagirenden, quergestreiften, gleichen. Wir werden später sehen, wie sehr die Erregung der trägeren irritablen Gebilde von der Dauer des Reizes abhängt, was vielleicht den schlagendsten Ausdruck in der Thatsache findet, dass ein und derselbe Inductionsschlag, der mit absoluter Sicherheit eine Zuckung des quergestreiften Muskels bewirkt, auf dessen Nerven er einwirkt, keine merkliche Contraction glatter Muskelfasern zur Folge hat, wenn er deren Nervenfasern trifft und ebensowenig im Stande ist, eine Reflexzuckung der ersteren auszulösen. In ersterer Beziehung hat Langendorff (60) gezeigt, dass bei Reizung des Halssympathicus mit einzelnen Inductionsschlägen keine merklichen Veränderungen der Pupillenweite eintreten, während dagegen schnell wiederholte Schläge „durch Summation" wirksam werden. Bei entsprechender Vergrösserung konnte übrigens Muhlert (61) auch bei Anwendung einzelner Schläge manchmal eine deutliche Erweiterung der Pupille constatiren, sowie auch Piotrowsky (62) diese Art der Reizung in Bezug auf die Verengerung der Ohrgefässe wirksam fand. Immerhin ist die Wirkung der Einzelschläge eine äusserst geringe, während tetanisirende Reizung in beiden Fällen bekanntlich einen sehr ausgeprägten Erfolg hat.

Wird bei gleichbleibender Stromesintensität die Reizfrequenz verändert, so lässt sich leicht zeigen, dass innerhalb weiter Grenzen die Reizwirkung (Pupillenerweiterung) mit steigender Frequenz zunimmt. Bei einem Reizintervall von etwa 2 Secunden konnte Mulert bei einer Stromstärke von 85,19 E. eine Summation der Reizwirkung selbst bei 62 aufeinander folgenden Reizen nicht nachweisen. Wenn Reizzahl und Reizintervall so gewählt werden, dass überhaupt eine Wirkung erwartet werden kann, so lässt sich auch leicht der Einfluss der Stromstärke in dem Sinne feststellen, dass erst über einen gewissen Grenzwerth hinaus die Pupillenerweiterung beginnt, um dann mit wachsender Intensität anfangs rasch, später langsamer einem Maximum zuzustreben. Man sieht leicht, dass die glatten Mukelelemente, in denen zweifellos die Summation stattfindet, sich in diesem Falle ganz ähnlich verhalten, wie unter analogen Verhältnissen die Reflexcentren des Rückenmarkes bei Reizung von centripetal leitenden Nerven aus. Auch trägere, quergestreifte Muskeln scheinen sich ganz ähnlich zu verhalten. So beobachtete Piotrowsky (56) bei Reizung des Scheerennerven vom Krebs mit einzelnen an sich unwirksamen Inductionsschlägen, die sich in einem Intervall von $^1/_2$ Sec. folgten, nach je 7 Reizen jedesmal eine schwache Contraction.

Die auffallende Unempfindlichkeit centripetal leitender (sensibler) Nerven oder richtiger ihrer centralen Endapparate gegen einzelne Inductionsschläge ist seit lange bekannt.

Schon Munk (63) bemerkte, dass man an Fröschen auf einzelne Inductionsschläge, welche einen sensiblen Nervenstamm treffen, keine

Reflexzuckungen folgen sieht, was mit einiger Sicherheit erst nach vorheriger schwacher Strychninvergiftung der Fall ist. Auch Setschenow (64) constatirte, dass Inductionsströme, welche bei schwingendem Hammer auf der Zunge schon eine starke Empfindung hervorriefen, vom centralen Ischiadicusstumpf aus keine Reflexe auslösten. Indem er hierauf die obere Grenze der Stromstärke bestimmte, bei welcher einzelne Schläge das Thier noch ruhig liessen und darauf bei spielendem Hammer die niedrigsten Stromstärken bestimmte, welche das Thier zu erregen anfingen, ergab sich immer ein sehr grosser Unterschied der Rollenabstände, „weil der gegen die einzelnen Inductionsschläge so unempfindliche sensible Nerv (d. h. eigentlich die centralen Uebertragungsapparate) gegen eine Reihe derselben fast dieselbe Empfindlichkeit wie der motorische (resp. der quergestreifte Muskel) zeigt". Auch an den dünnen sensiblen Rückenhautnerven des Frosches tritt, wie schon Fick (65) zeigte, dieselbe Thatsache hervor. „Wenn man, statt einzelne Schläge zu geben, die Feder des Inductionsapparates in Schwingung versetzt, dann bedarf es bei Weitem keiner so enormen Stromstärken, um (reflectorische) Muskelzusammenziehungen zu erhalten." In neuerer Zeit hat u. A. Ward (66) diese Summationserscheinungen näher untersucht und fand am enthirnten Frosch, dass bei Anwendung elektrischer Reize, welche nach Qualität und Intensität möglichst gleichartig waren, von denen aber einer für sich nicht ausreichte, eine Reflexzuckung hervorzurufen, eine solche nach einer gewissen Anzahl von Reizen eintrat, wenn dieselben beispielsweise in Intervallen von 0,5 Sec. folgten.

Die erforderliche Reizfrequenz blieb denn auch annähernd gleich, wenn das Intervall bis zu 0,4 Sec. gesteigert wurde.

Es lässt sich diese wie alle anderen hierhergehörigen Erscheinungen offenbar nur unter der Voraussetzung erklären, dass ein an sich unwirksamer Reiz in der Ganglienzelle (wie in anderen Fällen im Muskel, der Drüsenzelle u. s. w.) eine gewisse Veränderung bewirkt, welche das Zustandekommen einer wirksamen Erregung begünstigt oder richtiger selbst eine schwache Erregung ist, zu der sich die gleichartigen Veränderungen durch die nächstfolgenden Reize summiren, bis endlich schliesslich eine wirksame Auslösung erfolgt. Dass das Zeitintervall innerhalb der von Ward angegebenen Grenzen gleichgiltig ist, würde darauf hinweisen, dass die durch eine Reizung hervorgerufene Veränderung im Laufe von 0,4 Sec. merklich dieselbe Grösse behält. Im Princip unterscheiden sich diese centralen Summationswirkungen in keiner Weise von denen, welche unter Umständen in peripheren Organen hervortreten, und nur gradweise zeichnen sich die gangliösen Elemente vor Muskeln, Drüsenzellen u. s. w. aus.

Dies macht sich unter Umständen auch durch eine sehr auffallende Nachwirkung tetanisirender Reizung geltend. So findet man oft, dass nach Beendigung einer längere Zeit hindurch fortgesetzten tetanisirenden Reizung des durchschnittenen Froschrückenmarkes (in der Nähe des Querschnittes) dieselben vorher absolut unwirksamen (absteigenden) Oeffnungsströme mächtige Zuckungen auslösen, welche Wirkung erst allmählich innerhalb eines Zeitraumes von mehreren Secunden abklingt (Fig. 170). Diese Erscheinung steht offenbar in nächster Beziehung zu den von Exner als „Bahnung" im Gegensatz zur „Hemmung" bezeichneten Wechselwirkungen der Erregungen im Centralnervensystem. Wenn es sich, was kaum zu bezweifeln sein dürfte, hier im Wesentlichen um

Erregbarkeitsveränderungen der übertragenden Elemente der grauen Substanz des Lendenmarkes handelt, so waren analoge Erscheinungen der „Bahnung“ auch in dem Falle zu erwarten, wenn der modificirende und der Prüfungsreiz nacheinander an den beiden verschiedenen Polen des Reflexcentrums einwirken, so dass im einen Falle die directe Erregbarkeit der motorischen Rückenmarksfasern infolge eines vorhergehenden, durch Reizung des centralen Ischiadicusstumpfes ausgelösten Reflextetanus scheinbar erhöht, anderenfalls aber die Reflexfunction des Lendenmarkes durch eine vorhergehende, tetanisirende Reizung des Rückenmarkes begünstigt werden würde. In der That zeigt sich nun, dass absteigend gerichtete, in nächster Nähe eines frischen Querschnittes an der Ventralfläche des Froschrückenmarkes einwirkende, an und für sich unwirksame, einzelne Oeffnungsströme starke Reizwirkungen entfalten, wenn vorher durch Reizung des centralen Ischiadicusstumpfes ein länger anhaltender Reflextetanus erzeugt

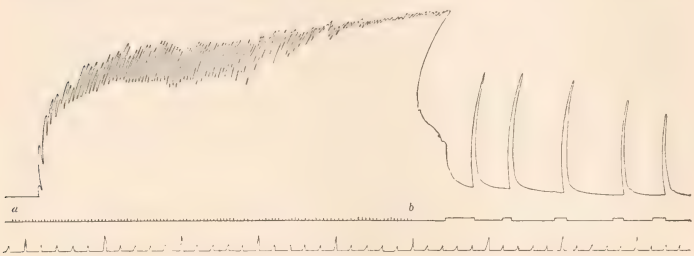


Fig. 170. *a—b* unvollkommener Tetanus des Gastrocnemius vom Frosch bei Reizung des oben querdurchschnittenen Rückenmarkes mit rasch sich folgenden Inductionsschlägen. Darnach wirken auch einzelne, vorher gänzlich unwirksame Oeffnungsschläge stark erregend, wenn sie derselben vorher tetanisirten Stelle des Rückenmarkes durch dieselben Elektroden zugeleitet werden.

wurde, und ebenso gelingt es umgekehrt, vorher unwirksame Reflexreize durch längeres, unmittelbar vorhergehendes Tetanisiren des Rückenmarkes wirksam zu machen (Biedermann 37).

Nicht minderen Schwierigkeiten wie die Feststellung der specifischen Erregbarkeit der Nerven begegnet die Untersuchung der Frage, ob, wie es wohl von vorneherein als das Wahrscheinlichste anzunehmen sein dürfte, der Ablauf des Erregungsprocesses im Nerven mit Stoffverbrauch verknüpft, und in welchem Maasse dies der Fall ist; zwei Wege sind hier denkbar: man könnte versuchen, direct etwaige Veränderungen der chemischen Zusammensetzung der Nervensubstanz infolge anhaltender Erregung nachzuweisen, oder man schlägt den indirecten Weg ein und untersucht die Gesetze der Ermüdung (und Erholung) des Nerven. Was zunächst die erste Frage betrifft, so ist dieselbe für Nerven noch viel schwieriger zu entscheiden, als für Muskeln, was theils in der geringen Masse, theils im Bau der Nervenfasern seinen Grund hat. Die einzige functionelle, chemische Veränderung der Nerven, welche, wenn auch nicht unbestritten, auf Grund von Untersuchungen behauptet wird, ist die Reaction. Unmittelbar

nachdem Du Bois Reymond die functionelle Reactionsänderung des Muskels entdeckt hatte, machte Funke (67) ganz entsprechende Angaben für markhaltige Nerven und fand die Querschnitte sowohl peripherer Nervenstämme, wie besonders auch die leichter zu prüfenden des Rückenmarkes von curarisirten Kaninchen und Fröschen neutral, eine gewisse Zeit nach dem Tode aber, sowie nach Strychninvergiftung sauer. Beide Angaben wurden von Heidenhain (67) bestritten, von Ranke (67) dagegen bestätigt. Nach Gscheidlen u. Edinger (67) reagirt die graue Substanz des Rückenmarkes und Gehirns schon im ganz frischen Zustande sauer, die weisse dagegen neutral, auch Moleschott u. Battistini finden die erstere immer stärker sauer als die letztere, und zwar sowohl während der Ruhe, wie nach starker Erregung. In directem Widerspruch hiermit behauptet Langendorff (67), dass das Centralnervensystem des Frosches als Ganzes normaler Weise alkalisch reagirt, und dass das Gleiche auch hinsichtlich der lebenden Grosshirnrinde von Kaninchen oder Meerschweinchen gilt. Sowohl durch Erstickung, wie Anämie schlägt aber die Reaction sehr rasch in die saure um. Die auffallenden Widersprüche dieser Angaben erklären sich zum grossen Theil dadurch, dass ganz vorwiegend die so ausserordentlich leicht zersetzliche gangliöse Substanz der Nervencentren geprüft wurde, deren Reaction sich dementsprechend voraussichtlich ungemein rasch ändern wird. In der That beobachtete Pflüger selbst nach möglichst beschleunigter Durchspülung des Gehirns mit eiskalter, physiologischer Kochsalzlösung eine rasch zunehmende postmortale Säuerung der grauen Substanz. Bei der vollkommenen Verschiedenheit der Lebensbedingungen von Nervenzellen und -Fasern kann es daher auch nicht überraschen, den Stoffverbrauch der beiden wesentlichsten Structurelemente des Nervensystems gänzlich verschieden zu finden. In keinem Falle aber sind die Befunde an gangliösen Theilen irgend maassgebend für das Verhalten der Nervenfasern. Hier dürfte es kaum zweckmässig sein, wie es bisher wohl ausschliesslich geschehen ist, markhaltige Nerven zur Prüfung einer eventuellen Reactionsänderung zu benützen, da es ja wohl nur auf die Substanz des Axencylinders als des physiologisch wesentlichsten Bestandtheils jeder Nervenfaser ankommt. Es wäre leicht möglich, dass die beim Erregungs- und Leitungsvorgang wohl kaum direct betheiligten Markscheiden am Querschnitt eine eventuelle Reactionsänderung des Axencylinders verdeckten.

Ebensowenig, wie sich mit Sicherheit chemische Veränderungen der Nervenfasern bei und infolge der Erregung nachweisen lassen, ist es gelungen, thermische Vorgänge festzustellen. Weder Helmholtz noch Heidenhain vermochten ungeachtet der grossen Empfindlichkeit der angewendeten Methoden ein dem Muskel analoges Verhalten peripherer Nervenstämme zu constatiren, während allerdings Schiff positive Resultate verzeichnet (69). Auch hier wird man zwischen der gangliösen Substanz der Centralorgane und den Nervenfasern an sich unterscheiden müssen und in Uebereinstimmung mit der unzweifelhaften Verschiedenheit des Chemismus auch Unterschiede im thermischen Verhalten erwarten dürfen.

Bei dem gänzlichen Mangel an hinreichend begründeten Thatsachen betreffs des Stoffwechsels der Nervenfasern ist man bis auf Weiteres genöthigt, auf gewisse Wahrscheinlichkeiten hinzuweisen. Der functionelle Umsatz ist aber unter allen Umständen (von der grauen Substanz

der Centren abgesehen) höchst geringfügig, wie unter Anderem auch die geringe Versorgung mit Blut, sowie die aussergewöhnliche Lebenszähigkeit wenigstens der markhaltigen Nervenfasern beweist. In gleichem Sinne sprechen nun auch die Untersuchungen über Ermüdung und Erholung der Nerven. Hier liegt die Hauptschwierigkeit in der relativ sehr grossen Ermüdbarkeit der Erfolgsorgane (Muskeln, Ganglienzellen), an welchen ja allein die Reactionsfähigkeit, beziehungsweise Veränderungen derselben, sich constatiren lassen. Die Existenz einer Nervenermüdung konnte in der That lange Zeit nur aus unzureichenden Analogiegründen vermuthet werden, denn alle Erfahrungen über Ermüdung des Gehirns, der Retina u. s. w. sagten über das Verhalten der Nervenfasern selbst nichts aus. Bernstein (70) versuchte zuerst am Nerv-Muskel-Präparat eine Ermüdung des anhaltend gereizten Nerven nachzuweisen.

Will man die Wirkung lang andauernder Reizung einer Nervenstelle auf die Erregbarkeit derselben untersuchen, so kommt offenbar Alles darauf an, den Reiz während des grössten Theiles der Zeit der Erregung vom Erfolgsorgan (Muskel) abzublenden. Bernstein erreichte dies, indem er sich des Kunstgriffs bediente, einen constanten Strom durch eine Nervenstrecke zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel hindurchfliessen zu lassen. Wie später gezeigt werden wird, kann hierdurch unter Umständen die Leitungsfähigkeit örtlich ohne dauernde Schädigung derselben aufgehoben werden. Aus dem Verhalten des Muskels nach Oeffnung des absperrenden Stromes schloss Bernstein auf den Zustand der mit Inductionsströmen gereizten Nervenstelle. Reagirte der Muskel nicht mehr auf den am freien Nervenende fortwirkenden Reiz, so nahm Bernstein eine locale Ermüdung an und fand, dass diese in einer Zeit von 5—15 Min. eintrete. Die schädigende Wirkung des längere Zeit geschlossenen Kettenstromes suchte später Wedenski dadurch zu vermeiden, dass er zunächst einen starken auf- oder absteigenden Kettenstrom für kurze Zeit schloss, sodass die betreffende Nervenstrecke leitungsunfähig wurde (70). Es genügten dann sehr schwache Ströme, um diesen Zustand zu erhalten. Bei Oeffnung derselben erhält der Nerv fast sofort seine Leitungsfähigkeit wieder. Unter diesen Umständen konnte Wedenski selbst nach einer Reizdauer von 6 Stunden keine Ermüdung des Nerven an der Reizstelle nachweisen. Maschek (70), welcher diese Resultate Wedenski's bestätigte, gelang es, die Versuche bis auf 12 Stunden auszudehnen, ohne dass eine merkliche Ermüdung eintrat. Auch mittels localer Aethernarkose, die sich bekanntlich jederzeit rasch wieder aufheben lässt, konnte Maschek zeigen, dass eine viele Stunden fortgesetzte dauernde Reizung keine merkliche Ermüdung der Reizstelle selbst bewirkt. Mit Hülfe der Curarevergiftung, deren Folgen sich allmählich wieder verlieren, gelang auch Bowditch (70) derselbe Nachweis beim Warmblüter (Katze). (Vergl. auch Szana 70.) „Wenn die volle Wirkung des Curare, nachdem sie 3—4 Stunden hindurch bestanden hatte, nachliess, so wirkten auch die Inductionsströme wieder, welche von der Einführung des Giftes an ununterbrochen den peripheren Stumpf des N. ischiadicus durchsetzt hatten."

Die Erfahrung, dass der Nerv, ohne merklich zu ermüden, viele Stunden hindurch gereizt werden kann, lässt wie Bowditch bemerkt, die Vorstellung aufkommen, dass die Erregung sich ohne jeglichen Verbrauch an Stoffen fortpflanzen könne. Doch

wird es mit Rücksicht auf später mitzutheilende Thatsachen wohl richtiger sein, vorläufig daran festzuhalten, dass ein, wenn auch für unsere Mittel unmessbar geringer Kraftaufwand aus der Nervensubstanz selbst bei Fortpflanzung der Erregung bestritten wird.

LITERATUR.

1. **Albrecht**, Biolog. Cbl. VI. 1887. Nr. 23.
2. **Otto Bürger**, Mittheilgn. a. d. Zoolog. Stat. z. Neapel. X. 1891. p. 206 ff.
3. **W. Biedermann**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. XCVI. 1887. III. Abth. p. 9 ff.
4. **Kölliker**, Handb. d. Gewebelehre. II. (hier auch die übrige Literatur über Histologie der Nervenfasern).
5. **Retzius**, Biolog. Untersuchgn. N. F. III. p. 27. Taf. X.
6. — —, Biolog. Untersuchgn. N. F. I. p. 42.
7. **Schiefferdecker** und **Kossel**, Gewebelehre. 1. Abth. 1891.
8. **Th. W. Engelmann**, Pflügers Arch. 13. Bd. p. 474.
9. **W. Kühne**, Untersuchungen aus dem physiolog. Laboratorium der Universität Heidelberg. III. 1879. p. 21.
10. **Kochs**, Biolog. Cbl. VII. p. 253.
11. **Kühne**, Zeitschr. f. Biol. 22. Bd. p. 305.
12. **Babuchin**, Arch. f. Anat. u. Phys. 1877. p. 66.
    E. Du Bois Reymond, Arch. f. Anat. u. Phys. 1882. p. 61 u. 387.
13. **Helmholtz**, Arch. f. Anat. u. Phys. 1850. p. 71. 276 und 1852. p. 199.
14. **Helmholtz** und **Baxt**, Monatsber. d. Berl. Akad. 1867. p. 228 u. 1870. p. 184.
15. **Fredericq** und **Vandervelde**, Bulletins de l'Acad. royale de Belgique. 2te ser. XLVII. 1879.
    Compt. rend. XCI. p. 239.
16. **v. Uexküll**, Z. f. Biol. 30. Bd. N. F. XII. p. 317.
17. **W. A. Boekelman**, Het pantokymographion en eenige daarmede verrichte physiologische proeven. Proefschrift. (Utrecht 1894.)
    Th. W. Engelmann, Proc. verb. d. k. Akad. v. wetenschap. te Amsterdam Afd. Natuurk. Zilting van 24. Nov. 1894.
18. **C. Lüderitz**, Z. f. klin. Med. II. p. 97.
19. **A. Zederbaum**, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883. p. 161.
    P. Reynard, Compt. rend. soc. biolog. 1887. p. 406.
20. **Grünhagen**, Pflügers Arch. VI. p. 180.
21. **Pereles** und **M. Sachs**, Pflügers Arch. 52. Bd. p. 256.
22. **Szpilmann** und **Luchsinger**, Pflügers Arch. 24. Bd. p. 347.
    Hirschberg, Pflügers Arch. 39. Bd. p. 75.
    Efron, Pflügers Arch. 36. Bd. p. 498.
    Gad und **Sawyer**, Du Bois Arch. 1888. p. 395 und 1889.
    Goldscheider, Zeitschr. für klin. Med. XIX. 1891. p. 164.
    G. Piotrowsky, Du Bois Arch. 1893. p. 205 ff.
23. **H. Munk**, Du Bois Arch. 1862. p. 21—24.
24. **Erb**, Deutsch. Arch. f. klin. Med. IV u. V. 1868/69.
25. **M. v. Vintschgau**, Pflügers Arch. 30. Bd. p. 17 und 40. Bd. p. 68.
26. **A. Fick**, Vergl. Physiol. d. irritabl. Substanzen. Braunschweig. 1863.
27. **S. Fuchs**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. 1894. Bd. CIII. Abth. III. p. 207 ff.
28. **S. Exner**, Monatsber. d. Berliner Akad. 1877. p. 729.
    Du Bois Arch. 1877.
29. **W. Wundt**, Unters. z. Mechanik der Nerven und Nerven-Centren. II. p. 45 u. 104.
30. **S. Gad**, Du Bois Arch. 1889. p. 218 ff.

31. **Rosenthal**, Monatsber. d. Berl. Akad. 1873. p. 104 und 1875. p. 419.
32. **Leube**, Arch. f. Anat. und Physiol. 1867. p. 629.
33. **Krukenberg**, Vergl. phys. Studien. I. p. 97.
34. **Yung**, Compt. rend. 1879. Tom LXXXIX. p. 183.
Arch. de Zool. experim. Tom. VII. 1878. p. 472.
35. **Luchsinger**, Pflügers Arch. Bd. 28. p. 26 ff.
36. **J. Singer**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. XCVI. 1887.
E. Münzer, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakologie. 35. Bd. p. 113 ff.
37. **M. Schiff**, Pflügers Arch. 28., 29., 30. und 31. Bd.
A. Fick, Pflügers Arch. 1869. p. 414.
Luchsinger, Pflügers Arch. 22. Bd. p. 169.
Dittmar, Arbeiten aus Ludwigs Labor. 1870.
Mendelssohn, Du Bois Arch. 1883.
Biedermann, Sitzungsber. d. Wiener Akad. LXXXVII. Bd. III. Abth. 1883.
38. **J. Rosenthal**, Allgem. med. Centralzeitung. Jahrg. 28. 1859. Nr. 16. p. 126.
39. **Mommsen**, Virchows Arch. LXXXIII.
Werigo, Pflügers Arch. 31. Bd.
40. **A. Fick**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. 2. Abth. XLVI—XLVIII. 1862 63 und Untersuchungen über elektr. Nervenreizung. Braunschweig. 1864.
L. Hermann, Arch. f. Anat. und Physiol. 1861. 392.
41. **Rosenthal**, Molesch. Unters. III. 1857. p. 185.
42. **Budge**, Virchows Arch. XVIII. p. 457. 1860.
43. **Pflüger**, Elektrotonus. p. 140. Berlin. 1859.
44. **Heidenhain**, Allgem. med. Centralzeitung. 1859. Nr. 10, 16; Studien d. physiol. Instit. zu Breslau. I. p. 1. Leipzig. 1861.
45. **Hermann**, Pflügers Arch. VII. p. 361.
v. Fleischl, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. 3. Abth. Bd. 72. p. 393 und Bd. 74. p. 403.
P. Grützner, Pflügers Arch. 28. Bd. 1882. p. 130 ff.
46. **Tigerstedt**, Studien über mechan. Nervenreizung. 1880.
47. **Clara Halperson**, Beiträge z. electr. Erregbarkeit der Nervenfasern. Inaugural. Diss. Bern. 1884.
48. **J. Efron**, Pflügers Arch. 36. Bd. p. 467.
49. **A. Rollett**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. 70, 71, 72. III. Abth. 1874—76.
50. **H. Osswald**, Pflügers Arch. 50. Bd. p. 215.
51. **P. Grützner**, Breslauer ärztl. Zeitschr. 1883. p. 190.
52. **Fränkel** und **Gad**, Physiolog. Cbl. 1889. 11. Mai.
53. **Semon** und **Horsley**, British medical Journ. 4. u. 11. Sept. 1886.
54. **Richet**, Physiol. des muscles et des nerfs. p. 274. 1882.
Luchsinger, Pflügers Arch. 28. p. 60.
55. **A. Fick**, Pflügers Arch. 30. p. 396.
56. **W. Biedermann**, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. XCV. 3. Abth. 1887. p. 8 ff.
Piotrowsky, Journ. of Physiol. XIV.
57. **J. Pawlow**, Pflügers Arch. 37. Bd.
58. **R. Heidenhain**, Pflügers Arch. 27. Bd. p. 383.
M. Löwit, Pflügers Arch. 29. Bd. p. 474.
Meltzer, Du Bois Arch. 1892. p. 385.
59. **P. Grützner**, Pflügers Arch. 50. Bd. p. 230.
60. **Langendorff**, Sitzungsber. d. naturforsch. Ges. zu Rostock. 1892.
61. **Muhlert**, Pflügers Arch. 59. Bd. 1894. p. 201.
62. **Piotrowsky**, Pflügers Arch. 55. Bd. p. 284.
63. **Munk**, Arch. f. Anat. u. Phys. 1862. p. 12. Anmerkung.

64. **Setschenow**, Ueber d. elektr. u. chem. Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz. 1868. p. 14.
65. **A. Fick**, Pflügers Archiv. III. 1870. p. 329.
66. **A. Ward**, Du Bois Arch. 1880. p. 72.
67. **Funke**, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1859. p. 825.
— —, Cbl. f. med. Wiss. 1869. p. 721.
J. Ranke, Cbl. f. d. med. Wiss. 1868. p. 769 und 1869. p. 97.
R. Heidenhain, Stud. d. physiol. Inst. z. Breslau. IV. 1868. p. 248.
— —, Cbl. f. med. Wiss. 1868. p. 833.
Gscheidlen, Pflügers Arch. VIII. 1874. p. 171.
Liebreich, Tagebl. d. Naturf. Vers. zu Frankfurt. 1867. p. 73.
L. Edinger, Pflügers Arch. 29. Bd. p. 247.
Moleschott und **A. Battistini**, M.'s. Untersuchungen z. Naturlehre. XIII. p. 275. Archives italiennes. VIII. p. 90.
Langendorff, Neurolog. Cbl. 1885. Nr. 24.
68. **E. Pflüger**, Pflügers Arch. X. 1875. p. 312.
69. **M. Schiff**, Pflügers Arch. IV. 1871. p. 230 und Arch. d. physiol. norm. et pathol. 1869. p. 157, 330 und 1870.
70. **Bernstein**, Pflügers Arch. XV. p. 289.
Wedenskii, Cbl. f. d. med. Wiss. 1884. Nr. 5.
Maschek, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. XCV. III. Abth. 1887.
Bowditch, Du Bois Arch. 1890. p. 505.
Szana, Du Bois Arch. 1891. p. 315.

H. Die elektrische Erregung der Nerven.

Unter allen zu Gebote stehenden künstlichen Reizmitteln beansprucht aus bekannten Gründen auch hier wieder der elektrische Strom in erster Linie unser Interesse. Seit alter Zeit ist gerade auf diesem Forschungsgebiet eine ausserordentlich grosse Reihe von Erfahrungen gesammelt worden, deren Erörterung zu den interessantesten Capiteln der Physiologie gehört.

Gleich beim Betreten dieses Gebietes, dessen Geschichte von Du Bois Reymond in unübertrefflicher Weise geschildert wurde (1), drängt sich wieder die Thatsache auf, dass, wie der quergestreifte Muskel, so auch der zugehörige motorische Nerv, ja in noch höherem Maasse als jener, in der Regel scheinbar nur im Momente des Entstehens, bez. Verschwindens eines Kettenstromes erregt wird. Und in der That wurde das allgemeine Gesetz der elektrischen Nervenerregung von Du Bois auch seinerzeit nur als für die indirecte Muskelreizung geltend aufgestellt und erst später auch auf die directe Muskelreizung ausgedehnt. Das Gesetz lautet in seiner ursprünglichen Fassung bekanntlich folgendermaassen: „Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblicke zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen, oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren."

Brückt man einen motorischen Nerven, der mit dem zugehörigen Muskel in Verbindung steht, über unpolarisirbare Elektroden und reizt durch Schliessung oder Oeffnung eines genügend starken Kettenstromes, so sieht man gewöhnlich den Muskel bei der Schliessung und oft auch bei der Oeffnung eine einmalige rasche Zuckung vollführen, worauf er vollkommen in seine Ruhelage zurückkehrt. Auch die schärfste Beobachtung vermag keine dauernde Verkürzung desselben während der Schliessungsdauer des Stromes oder nach der Oeffnung zu constatiren. Bekanntlich verhält sich der direct gereizte Muskel

insofern anders, als er unter Umständen auch während der Dauer der Stromschliessung und einige Zeit nach der Oeffnung merklich, wenngleich nur local, verkürzt bleibt (Schliessungsdauercontraction, Oeffnungsdauercontraction). Unter gewissen, gleich näher zu erörternden Umständen tritt nun aber auch bei indirecter Muskelreizung eine sichtbare Dauerwirkung des Stromes ein, und zwar sowohl während der Schliessung, wie nach der Oeffnung. Dieselbe stellt sich dar als eine scheinbar ganz stetige, oder wohl auch von einzelnen Zuckungen unterbrochene, mehr oder weniger lang anhaltende Contraction des vom Nerven aus gereizten Muskels, die man wegen ihrer Aehnlichkeit mit der durch unterbrochene, rhythmische Reizung bewirkten, tetanischen Verkürzungsform als Schliessungstetanus, bezw. Oeffnungstetanus zu bezeichnen pflegt. Dass ein indirect gereizter Muskel nach längerer Schliessungsdauer eines starken Kettenstromes bei Oeffnung des Kreises bisweilen in eine lang anhaltende tetanische Erregung geräth, wurde zuerst von Ritter (1798) beobachtet, und man bezeichnet daher diese Erscheinung nach ihrem Entdecker als den sogenannten „Ritter'schen Oeffnungstetanus". Wir werden uns später noch mehrfach mit demselben zu beschäftigen haben, vorläufig genügt es, die Aufmerksamkeit auf die Thatsache zu lenken, dass der Nerv gerade wie der Muskel nach Oeffnung eines Kettenstromes unter Umständen in einen länger andauernden Erregungszustand geräth, so dass es naheliegt, den Oeffnungstetanus und die Oeffnungsdauercontraction als gleichwerthige Erscheinungen anzusehen. Eine solche Dauererregung kommt nun, wie zuerst Pflüger fand (2), auch während der Schliessungszeit des Stromes bisweilen zu Stande, und zwar unter Umständen in einer ganz gesetzmässigen Weise. Pflüger sah diese „tetanisirende" Wirkung schon bei äusserst schwachen Strömen beginnen, mit fernerem Wachsen der Intensität eine Zeit lang zunehmen, von einer gewissen Grenze ab aber wieder erlöschen. Unter den günstigsten Umständen, d. h. bei höchster Erregbarkeit des Nerven, tritt aber Schliessungstetanus bei jeder beliebigen, überhaupt wirksamen Stromstärke ein. Dies ist insbesondere der Fall bei Fröschen, die längere Zeit vor Herstellung der Präparate einer niederen Temperatur ausgesetzt waren (bei „Kaltfröschen").

Die ausserordentliche Reizbarkeit solcher Präparate ist eine allen Physiologen bekannte Thatsache, und es wird sich noch oft Gelegenheit finden, auf dieselbe hinzuweisen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Nerven jedes Frosches, der in einer Temperatur unter 10° C. lebt, in kürzerer oder längerer Zeit die Fähigkeit gewinnen, durch den Kettenstrom tetanisch erregt zu werden (v. Frey, 3, Fig. 171).

Einen ähnlichen Grad der Erregbarkeit erlangen die Nerven, wie Engelmann (4) zeigte, auch bei höherer Temperatur, wenn sie sich in einem gewissen Stadium der Vertrocknung (durch Verdunstung oder Behandlung mit NaCl) befinden. In beiden Fällen tritt früher oder später eine spontane Erregung der Nervenfasern ein, welche sich zunächst durch fibrilläre Zuckungen, dann durch tetanische Contractionen des ganzen Muskels verräth. (Vertrocknungs- und Kochsalztetanus.) Prüft man von Zeit zu Zeit mit derselben Stromstärke die Erregbarkeit eines solchen Nerven, so findet man dieselbe immer zunehmend, bis endlich unmittelbar vor dem Eintritt der Ver-

trocknungskrämpfe jede Schliessung (bezw. Oeffnung) kräftige, aber meist wenig regelmässige Tetani auslöst. Dagegen ist der Schliessungstetanus bei Reizung von Kaltnerven in der Regel ganz ruhig und gleichmässig, und es findet sich, wenn man eine solche Curve mit einer wahren, durch intermittirende Reizung gewonnenen Tetanus-Curve vergleicht, in der Regel kein merklicher Unterschied. Die Vermuthung, dass der Schliessungs- bezw. Oeffnungs-Tetanus durch eine gewisse abnorme Beschaffenheit des Nerven bedingt werde, wird vollkommen hinfällig durch die Erfahrung, dass die motorischen Nerven anderer Thiere überhaupt nur und unter allen Umständen tetanisch reagiren. Dies gilt nach den Erfahrungen von Eckhardt (5) vor Allem von den Nerven der Warmblüter, wenn dieselben mit nicht allzu schwachen absteigenden Strömen gereizt werden, sowie, nach meinen eigenen Erfahrungen, auch von den marklosen motorischen Nerven mancher Wirbellosen (Scheerennerv des Krebses). In beiden Fällen bildet der Schliessungstetanus Regel und nicht Ausnahme, und es hat daher das Du Bois'sche allgemeine Gesetz der Erregung für die indirecte Muskelreizung ebensowenig Geltung wie für die directe; wir müssen vielmehr behaupten, dass, obschon die sichtbaren Folgen der fortgeleiteten Erregung vor allem abhängen von den Schwankungen der Dichte des den Nerven durchfliessenden Stromes, dieser doch während seiner ganzen Dauer den Vorgang der Erregung örtlich auslöst, und dass es von anderen Umständen abhängt, ob sich diese Dauererregung am Erfolgsorgane (Muskel) ausprägt oder nicht. Ganz dasselbe gilt natürlich auch von dem Erregungszustande nach Oeffnung eines Stromes. Dass auch dieser unter Umständen ein dauernder sein kann, beweist unmittelbar der Ritter'sche Tetanus.

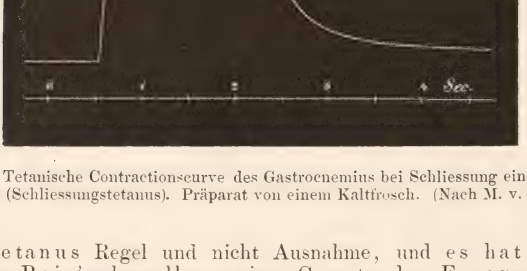


Fig. 171. Tetanische Contractionscurve des Gastrocnemius bei Schliessung eines Kettenstromes (Schliessungstetanus). Präparat von einem Kaltfrosch. (Nach M. v. Frey.)

Bei der Gleichheit der Erscheinung des Schliessungs- bezw. Oeffnungstetanus und des durch discontinuirliche Reizung erzeugten wahren Tetanus erhebt sich naturgemäss die Frage, ob es sich auch dort um das Resultat einer Verschmelzung aus einzelnen, rasch aufeinander folgenden Reizanstössen handelt, ob mit anderen Worten der stetige, continuirliche Reiz während der Schliessungsdauer bezw. nach der Oeffnung unter den erwähnten Umständen zu einer discontinuirlichen rhythmischen Erregung des Nerven führt. Die Frage lautet also:

Ist der Schliessungstetanus bezw. Oeffnungstetanus ein wahrer, echter Tetanus oder nicht? Wir haben die Schwierigkeiten der Beantwortung in ähnlichen Fällen bereits kennen gelernt, als es sich darum handelte, zu entscheiden, ob die tetanische Contraction des intermittirend direct oder vom Nerven aus gereizten Muskels ein wirklich stetiger Vorgang ist, oder ob während desselben discontinuirliche, unsichtbare Veränderungen in demselben ablaufen. Der Gesichtssinn giebt hierüber keinen unmittelbaren Aufschluss. Zwar können wir aus dem Umstande, dass zwischen unregelmässigen, durch einzelne Zuckungen unterbrochenen (klonischen) und vollkommen stetigen (glatten) Tetani alle denkbaren Uebergänge bestehen, welche deutlich aus einer um so grösseren Zahl von Einzelzuckungen in der Zeiteinheit zusammengesetzt erscheinen, je ähnlicher sie dem ruhigen Tetanus werden, mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen, dass auch der letztere aus verschmolzenen Zuckungen besteht: Mit demselben Rechte pflegt man ja auch aus dem Zittern, mit welchem ein langer willkürlicher Tetanus endet, auf seine discontinuirliche Natur zu schliessen. Indessen sicher entschieden ist die Frage hierdurch nicht.

Nebst der Form der Muskelcurve kann über die Natur einer andauernden Verkürzung noch Auskunft ertheilen der Muskelton und das elektrische Verhalten des thätigen Muskels. In Bezug auf den ersteren Punkt ist nun die Untersuchung bei einer so kleinen Masse wie einem Froschmuskel begreiflicherweise eine recht schwierige (an Warmblütermuskeln sind solche Versuche noch nicht ausgeführt). In der That sind denn auch alle diesbezüglichen Bestrebungen, die etwa vorhandenen Schwingungen auf die Platte eines Mikrophons, oder nach Helmholtz's Vorgang auf mitschwingende Federn zu übertragen, resultatlos geblieben für die Zeit, während deren ein Froschmuskel im Schliessungstetanus verharrte.

Dagegen haben Untersuchungen mit dem Capillarelektrometer über das elektrische Verhalten des Muskels unter diesen Umständen bestimmtere Aufschlüsse gegeben (M. v. Frey, 3) und zu dem Resultate geführt, dass der Schliessungstetanus in der That discontinuirlichen, rhythmischen Anstössen (10—15 p. Sec.) seine Entstehung verdankt, und dass demnach der Nerv wie der Muskel unter gewissen Bedingungen durch den in constanter Dichte fliessenden Strom dauernd rhythmisch erregt wird. (Die Unfähigkeit des Schliessungs- und Oeffnungstetanus, ein zweites Nerv-Muskelpräparat in secundären Tetanus zu versetzen, wovon bereits im ersten Theil die Rede war, kann hiergegen natürlich nichts beweisen.) Da der Herzmuskel und der Ureter bekanntlich ein ganz analoges Verhalten erkennen lassen, so scheint es sich hier um ein allgemeines, wahrscheinlich für alle irritablen Substanzen geltendes Gesetz zu handeln. Die zeitlichen Verhältnisse, d. i. die Aufeinanderfolge der einzelnen Erregungsimpulse ist allerdings in den erwähnten Beispielen sehr verschieden und zeigt eine gradweise Abstufung. Im Gegensatze zu Du Bois allgemeinem Erregungsgesetze müssen wir daher (wenigstens örtlich) die dauernde Erregung durch den in gleicher Dichte fliessenden elektrischen Strom als Regel aufstellen, und haben vielmehr zu untersuchen, weshalb sich dieselbe nicht immer auch fortpflanzt, und wenn, weshalb sie sich nicht immer auch am Erfolgsorgan in stetiger Weise ausprägt. Dass hierbei die Beschaffen-

heit des letzteren in erster Linie mit in Betracht kommt, kann keinem Zweifel unterworfen sein. Dies zeigt sich vor Allem auch an den centripetalleitenden Nerven.

Von diesen wussten schon die älteren Galvaniker, dass sie unter der Einwirkung constanter Ströme ausser einer heftigeren Schliessungs- und Oeffnungsempfindung beständige Empfindungen verursachen, welche bei genügender Stromstärke sich bis zur Unerträglichkeit steigern können. Dabei ist freilich zu berücksichtigen, dass fast immer die peripheren, sensiblen Endorgane mitgereizt werden, während nur ganz vereinzelte Angaben vorliegen betreffs dauernder Erregung sensibler Nervenstämme durch unmittelbare Einwirkung des Kettenstromes. Hierher gehört die schon Volta bekannte Erfahrung einer excentrischen Ausstrahlung des Schmerzes, wenn und solange die Elektroden unterhalb des Ellbogengelenkes aufgesetzt werden. Sowohl aufsteigende wie absteigende Ströme erwiesen sich ferner Grützner (6) während ihrer Dauer wirksam, wenn beim Hunde nach vorgängigem Curarisiren und einseitiger Vagusdurchschneidung der centrale Ischiadicusstumpf gereizt

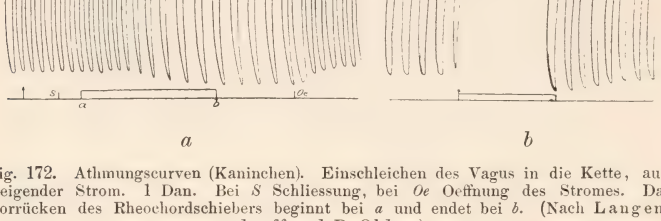


Fig. 172. Athmungscurven (Kaninchen). Einschleichen des Vagus in die Kette, aufsteigender Strom. 1 Dan. Bei *S* Schliessung, bei *Oe* Oeffnung des Stromes. Das Vorrücken des Rheochordschiebers beginnt bei *a* und endet bei *b*. (Nach Langendorff und R. Oldag.)

wurde. Es trat bei und während der Schliessung eine beträchtliche Blutdrucksteigerung mit gleichzeitiger Pulsbeschleunigung auf, welche nach Schluss oder schon am Ende der Reizung in das Gegentheil, d. h. Verlangsamung des Pulses, umschlägt. Aehnliche Erfolge sah Grützner auch bei entsprechender Reizung des centralen Vagusstumpfes, wobei sich ausserdem noch Wirkungen auf die Athmung zeigten, die stets in einem Stillstand des Zwerchfells in Exspiration oder verlangsamter Athmung mit exspiratorischen Pausen bestanden. Neuerdings wurden diese Versuche von Langendorff und R. Oldag (7) bestätigt und erweitert. Sie bedienten sich als ein Mittel, um die Dauerwirkung des Stroms sicher darzuthun, des Einschleichens des Nerven in die Kette, und fanden dasselbe in der That wirksam, indem bei aufsteigender Stromesrichtung eine exspiratorische Verlangsamung resp. Stillstand der Athmung eintrat, obschon ein im Kreise befindlicher Froschschenkel nicht ein einziges Mal zuckte (Fig. 172).

Dass der Kettenstrom auch secretorische Nerven dauernd zu erregen vermag, konnte ich selbst (8) an der Froschzunge durch die Veränderungen des Schleimhautstromes bei Reizung des Glossopharyn-

geus sicher constatiren. Beim Herzvagus fand Grützner lediglich die früheren Angaben von v. Bezold (Unters. über die Innerv. des Herzens. Leipzig 1863. p. 72) bestätigt, indem bei Einwirkung eines Stromes von 12 Pincus-Elementen wesentlich nur die Schliessung und Oeffnung sich wirksam erwiesen, wie die untenstehende Curve zeigt (Fig. 173).

Dass der elektrische Strom nicht nur im Augenblicke des Entstehens (bez. Verschwindens) oder bei Dichtigkeits-Schwankungen, sondern auch während seiner Dauer erregend wirkt, geht übrigens, ganz abgesehen von dem eben Mitgetheilten, auch schon aus der Thatsache hervor, dass bei einer gegebenen und unveränderlichen Stromstärke eine Schliessungszuckung nur dann zu Stande kommt, wenn die Stromesdauer eine gewisse Grenze überschreitet, wie zuerst A. Fick feststellte. Wir haben die gleiche Thatsache auch beim Muskel, insbesondere dem glatten, wo sie leicht zu constatiren ist, kennen gelernt. Schwieriger gelingt der Nachweis beim Nerven, und zwar aus dem Grunde, weil die Zeitwerthe, um die es sich hier handelt, ausserordentlich klein sind. Während z. B. beim glatten Muschelschliessmuskel das Maximum der bei einer gegebenen Stromstärke möglichen Wirkung selbst bei einer Stromdauer von $^1/_4$—$^1/_2$ Sec. noch nicht erreicht wird, finden wir dasselbe bei Nervenreizung nach König (10) stets schon bei einer Schliessungsdauer von 0,017—0,018 Sec. erreicht. Wir haben also unter allen Umständen mit der Thatsache zu rechnen, dass Ströme von sehr kurzer Dauer bei ihrer Einwirkung auf markhaltige, motorische Nerven keine Muskelzuckung hervorzubringen vermögen. Mit wachsender Schliessungsdauer über eine gewisse Grenze hinaus wachsen dann auch die Zuckungen und erreichen bei einer immer noch sehr geringen Stromdauer ein Maximum, das weder durch Verlängerung der Stromdauer, noch auch durch Vergrösserung der Stromstärke zu steigern ist, soferne von vorneherein eine erhebliche Stromesintensität angewendet wurde.

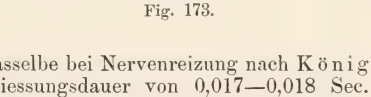


Fig. 173.

Wenn man die Empfindlichkeit der verschiedenen irritablen Substanzen für Ströme von sehr kurzer Dauer untereinander vergleicht, so findet man dieselbe am geringsten an dem nicht fibrillär differenzirten Plasma der Protisten und an den glatten Muskelfibrillen, am grössten bei markhaltigen Nervenfasern; in der Mitte stehen der Herzmuskel und die quergestreiften Stammesmuskeln. Sehr schlagend lässt sich dies durch Versuche mit einzelnen Inductionsschlägen demonstriren, deren Wirkung ja im Wesentlichen mit der äusserst kurz dauernder Kettenströme übereinstimmt. Während der markhaltige Nerv quergestreifter Wirbelthiermuskeln sich für dieselben ausgezeichnet empfindlich erweist, gilt dies schon weniger für die letzteren selbst (bes. im curarisirten Zustande) und noch viel weniger für glatte Muskelzellen, zu deren Erregung durch einzelne Inductionsschläge diese oft eine ganz enorme Intensität haben müssen. Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, dass zwischen markhaltigen und marklosen Nervenfasern ein ganz analoger, gradueller Unterschied

hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit für einzelne sehr kurz dauernde (insbesondere inducirte) Ströme zu bestehen scheint, wie zwischen quergestreiften und glatten Muskeln. Wenigstens gelingt es, an den Scheerennerven des Krebses durch einzelne Inductionsschläge bei Weitem nicht so leicht Zuckungen auszulösen, wie mit Kettenströmen.

Wir haben jetzt noch den zweiten Satz des Du Bois'schen allgemeinen Erregungsgesetzes zu prüfen, welcher aussagt, dass eine positive oder negative Stromesschwankung stets eine gewisse Plötzlichkeit besitzen müsse, um zu erregen, und dass unter sonst gleichen Umständen die Erregung um so sicherer eintritt, und bis zu einem gewissen Grade auch um so stärker ausfällt, je rascher die Intensitätsschwankung erfolgt.

So sehr dies für den markhaltigen Nerven in Verbindung mit zuckenden, quergestreiften Muskeln von Wirbelthieren richtig ist, so wenig handelt es sich auch hier um ein allgemeines, für alle irritablen Substanzen geltendes Gesetz. Nichts ist leichter, als für das gewöhnlich benutzte Nervmuskelpräparat vom Frosch (das „physiologische Rheoskop") zu zeigen, dass selbst sehr schwache elektrische Ströme noch erregend wirken, wenn sie sich nur hinreichend schnell abgleichen, wenn also die Intensitätsschwankung eine möglichst steile ist. Daher kommt es, dass diese Nerven so ausserordentlich empfindlich sind, selbst gegen Spuren von Reibungselektrizität, da es sich hier eben um Ströme von ausserordentlich steilem zeitlichen Verlauf handelt, und dasselbe gilt auch für inducirte Ströme, die aus dem gleichen Grunde selbst bei geringer Intensität sehr kräftige Erregungswirkungen zeigen. Diese Eigenthümlichkeit des gewöhnlichen Nervmuskelpräparates, selbst auf ausserordentlich schwache Ströme noch zu reagiren, wenn ihre Abgleichung nur genügend plötzlich erfolgt, macht dasselbe zu einem für den Physiologen höchst werthvollen Mittel, um derartige schwache Ströme von raschem Verlaufe nachzuweisen (Actionsströme von Muskeln).

Eine interessante, hierhergehörige Thatsache, die ebenfalls im Wesentlichen auf dem Einfluss der Steilheit einer Stromesschwankung auf deren erregende Wirkung beruht, ist die ungleiche Wirksamkeit der Schliessungs- und Oeffnungsschläge eines Inductionsapparates. Ausnahmslos zeigt sich die erregende Wirkung des Schliessungsschlages viel geringer als die des Oeffnungsschlages. Man kann dies sehr deutlich nachweisen, wenn man die secundäre Rolle von der primären weit entfernt. Es findet sich dann stets eine Lage, wo der Oeffnungsschlag schon wirksam ist, während der Schliessungsschlag nicht wirkt; nähert man hierauf die Rollen, so wird auch der letztere wirksam.

Da nun, wie sich mittels des Galvanometers leicht zeigen lässt, die Menge der sich abgleichenden Elektrizität in beiden Momenten gleich ist, so dürfte die Verschiedenheit der physiologischen Wirkung hauptsächlich im Unterschied des zeitlichen Verlaufes der beiden Inductionsströme begründet sein, der seinerseits bekanntlich durch die Entstehung des Extrastromes bei der Schliessung des primären Kreises bedingt wird. Da infolge dessen der inducirende Strom in diesem letzteren nicht sofort seine volle Stärke erreicht, sondern nur allmählich ansteigt, während er bei der Oeffnung plötzlich verschwindet, muss

nothwendig auch der letzterenfalls inducirte Strom steiler ansteigen, als bei der Schliessung des primären Kreises (Fig. 174). Dem entspricht es, dass, wie Grützner bemerkt, der Oeffnungsschlag im Telephon einen scharfen Knack, der Schliessungsschlag dagegen einen dumpfen, matten Ton erzeugt.

Um die durch die Verschiedenheit des zeitlichen Verlaufes bedingte Verschiedenheit der physiologischen Wirkung des Oeffnungs- und Schliessungsschlages auszugleichen, was auch durch die an den meisten Inductionsapparaten angebrachte „Helmholtz'sche Vorrichtung" nur in ungenügender Weise geschieht, hat man später versucht, auf andere Weise Inductionsströme zu erzeugen, welche jener Anforderung besser entsprechen. So liess Hering (11) die secundäre Spirale um eine

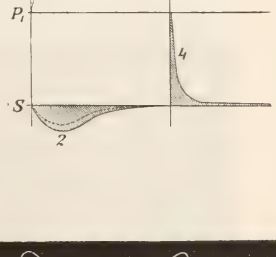


Fig. 174. Schema der Inductionsströme: P_1 Abscissenaxe des primären Stromes; S Abscissenaxe des secundären Stromes. A Anfangs-, E Endströme. *1* Curve der Entstehung des primären Stromes (verzögert durch Extracurrent); *3* Oeffnung desselben; *2* und *4* entsprechende secundäre Ströme. (Nach Hermann, Handbuch II. 1.)

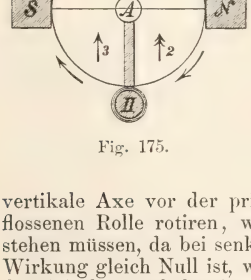


Fig. 175.

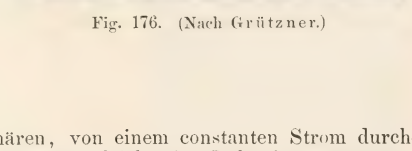


Fig. 176. (Nach Grützner.)

vertikale Axe vor der primären, von einem constanten Strom durchflossenen Rolle rotiren, wobei ganz gleichartige Inductionsströme entstehen müssen, da bei senkrechter Stellung der Gewinde die inducirende Wirkung gleich Null ist, während zwischendurch bestimmten Stellungen der Spiralen auch bestimmte Inductionsströme entsprechen. Grützner (12) untersuchte hierauf die physiologische Wirkung der Ströme einer Stöhrer'schen Maschine, bei der sich zwei Drahtspulen mit Eisenkernen vor einem kräftigen Hufeisenmagneten drehten.

Jede Umdrehung liefert hierbei 4 Ströme, deren zeitlicher Verlauf paarweise gleich ist. Seien S und N (Fig. 175) die Pole des Magneten und I und II die um die Axe A sich drehenden Spulen, so wird, wenn sie sich aus dieser Stellung um eine Vierteldrehung im Sinne des Uhrzeigers bewegt haben, und I gegenüber N steht, der erste Strom allmählich von Null anwachsen. Entfernt sich dann I von N, so

schlägt augenblicklich der absteigende Strom in die entgegengesetzte Richtung um. Jäh enstanden sinkt er allmählich auf Null herab, um ebenso allmählich, wenn die Spule *I*, den 3. Quadranten durchlaufend, sich dem Südpol *S* nähert, noch einmal wieder auf seine alte Höhe anzusteigen. Wieder folgt dann schliesslich ein jäh ansteigender Strom von umgekehrter Richtung, so dass, wie es die beistehenden Curven darstellen (Fig. 176), bei jeder Umdrehung zwei allmählich und zwei jäh ansteigende Ströme entstehen. In eleganter Weise lässt sich dies nach Grützner zeigen, wenn man während der Drehung des Apparates die Elektroden (Platinspitzen) mit gleichmässiger Geschwindigkeit über feuchtes Jodkaliumkleisterpapier hinbewegt. Die so entstehenden elektrolytischen Curven erscheinen als Linien, welche den Curvengipfeln entsprechend dicker sind, als im übrigen Verlaufe. Den allmählich ansteigenden Strömen entsprechen Linien, welche schmal beginnen und dick enden, während sich die rasch ansteigenden Ströme umgekehrt verhalten, indem die Zersetzung gleich anfangs stark ist und hierauf abnimmt (Fig. 177). Mittels derselben elektrolytisch-

Fig. 177.

graphischen Methode fand Grützner auch, dass der steil ansteigende Oeffnungsinductionsstrom eines gewöhnlichen Du Bois'schen Schlittenapparates viel stärker elektrolytisch wirkt, als der allmählich ansteigende Schliessungsinductionsstrom.

Am Nervmuskelpräparat vom Frosch zeigen sich bei geringer Stromstärke immer zunächst die rasch ansteigenden Ströme wirksamer (je nach der Lage der Elektroden am Nerven bald der eine, bald der andere). Bei Verstärkung der Ströme gesellt sich dann bald eine zweite kleinere Zuckung hinzu, welche dem andern steil ansteigenden (entgegengesetzt gerichteten) Strom entspricht. Bei weiterem Wachsen der Stromstärke werden die Reizerfolge dann noch complicirter, indem sich bei aufsteigend gerichteten Strömen die anodische Hemmung bemerkbar macht. In seltenen Fällen kann jeder der vier Inductionsströme erregend wirken, und man erhält dann bei jeder Umdrehung zwei starke und zwei schwache Zuckungen, wobei natürlich immer eine starke mit einer schwachen Zuckung abwechselt. Als wesentlichstes Ergebnis der Untersuchung von Grützner muss auch hier die ganz vorwiegende Wirkung der steilansteigenden Ströme gelten, deren Richtung wieder insoferne von Bedeutung ist, als im Sinne der schon erwähnten Angaben von Hermann und Fleischl an oberen Nervenstrecken immer zuerst der absteigende, an unteren dagegen der

aufsteigende Strom erregend wirkt, und nur an einem „Aequator" beide. Erst bei viel höheren Stromstärken werden auch die langsam ansteigenden Ströme wirksam.

Der günstige Einfluss einer grossen Steilheit der Intensitätsschwankung zeigt sich u. A. auch darin, dass man selbst sehr starke Ströme ohne merkliche Erregungserscheinungen in eine Nervenstrecke „einzuschleichen" vermag, wenn nur das Anwachsen ganz allmählich und möglichst gleichmässig erfolgt. Die gleiche Thatsache lässt sich, wie früher erwähnt wurde, noch leichter für den Muskel feststellen.

Untersucht man die Wirkungen von Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströmen an Nervmuskelpräparaten anderer Thiere, so gelangt man, wie neuerdings Schott (13) gezeigt hat, zu wesentlich ver-

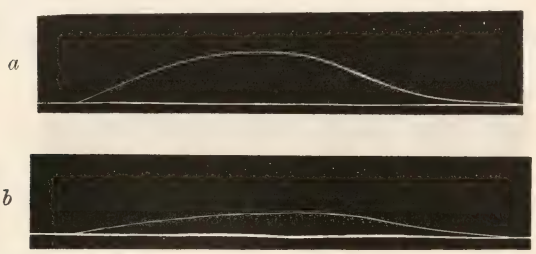


Fig. 178. Wadenmuskel der Kröte. *a* Schliessungsinductionszuckung; *b* Oeffnungsinductionszuckung. (Nach J. Schott.)

schiedenen Resultaten, und es zeigt sich auch hier wieder, wie ungerechtfertigt es ist, ein allzu grosses Gewicht Thatsachen beizulegen, welche durch Untersuchung einer einzigen Thierart gewonnen wurden.

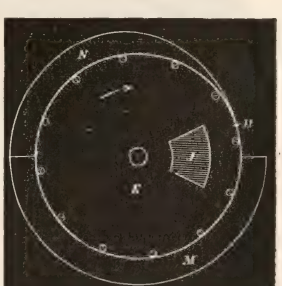


Fig. 179.

Am Nervmuskelpräparat der Kröte fand Schott (13) die steiler ansteigenden Oeffnungsinductionsschläge verhältnissmässig viel weniger wirksam, als beim Frosch, indem ein erheblicher Unterschied des Rollenabstandes, bei welchem Schliessungs- und Oeffnungsschlag wirken, dort kaum vorhanden ist. Während der indirect gereizte Froschmuskel stets viel höhere Zuckungen (mittlerer Grösse) zeichnet, wenn Oeffnungsschläge benützt werden, ist dies bei Präparaten der Kröte nicht der Fall, oder es zeigen sich sogar umgekehrt die Schliessungsschläge wirksamer (Fig. 178). Nach Grützner (13) kann man einzelne Inductionsschläge von verschiedenem zeitlichen Verlauf auch in folgender Weise erzeugen. Man denke sich einen auf einer Messingscheibe befestigten Ring

von Eisenblech in der Form der beistehenden Figur (Fig. 179). Derselbe besteht aus den beiden Theilen *M* und *N*, von welchen der letztere (bei Drehung der Scheibe nach rechts) von seiner Basis bei *H* auf der Messingscheibe ganz flach bis zu seiner grössten Höhe ansteigt, während *M* in der Richtung des Scheibenradius abgeschnitten ist. Wird dann das ringartige Eisenstück *MN* zwischen den Polen eines Hufeisenmagneten gedreht, welche mit Drahtspulen umgeben sind, so tritt (bei Rechtsdrehung der Scheibe) vom Punkte *H* aus ein immer höheres Stück des Eisenringes zwischen die Pole des Magneten, und dessen magnetische Kraft wird immer mehr gebunden. Dieser langsamen Abschwächung des Magnetismus entspricht ein in den Spulen verlaufender Magnetoinductionsstrom; es wird derselbe um so langsamer ansteigen, je flacher der Eisenring sich erhebt, und je langsamer die Scheibe rotirt. Anderseits wird der Theil *M* des Ringes unter denselben Bedingungen mit seiner scharf abschneidenden Kante einen fast momentan ansteigenden Strom induciren. Während nun beim Froschpräparat der Strom des scharfen Zahnes (ähnlich

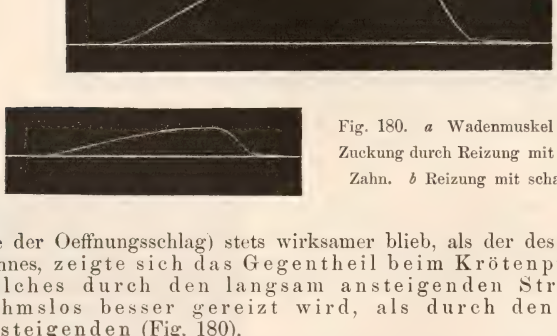


Fig. 180. *a* Wadenmuskel der Kröte, Zuckung durch Reizung mit dem flachen Zahn. *b* Reizung mit scharfem Zahn.

wie der Oeffnungsschlag) stets wirksamer blieb, als der des flachen Zahnes, zeigte sich das Gegentheil beim Krötenpräparat, welches durch den langsam ansteigenden Strom ausnahmslos besser gereizt wird, als durch den schnell ansteigenden (Fig. 180).

Es ist fraglich, ob es sich hierbei nur um die uns schon bekannte Eigenschaft des Krötenmuskels handelt, träger zu reagiren als der Froschmuskel, oder ob auch dementsprechende Verschiedenheiten der zugehörigen Nervenfasern vorhanden sind. Sicher aber ist, dass das von Du Bois Reymond formulirte Gesetz, dass nicht die absolute Dichte eines Stromes, sondern die möglichst schnelle und möglichst bedeutende Veränderung derselben erregend wirkt, nicht für alle locomotorischen Apparate gilt. Während die rasch zuckenden Muskeln des Frosches dem Gesetze entsprechend reagiren, ist dies schon nicht der Fall bei Präparaten der Kröte, und noch viel weniger gilt der Satz, wie schon längst bekannt, für noch trägere contractile Substanzen (glatte Muskeln, viele Protisten etc.). „Indem diese vermöge ihrer Langsamkeit eine grössere physiologische Zeit haben, sind sie von Haus aus auch wesentlich für langsam verlaufende und langsam ansteigende Reize eingestellt.“ Es ist nach einem Gleichniss von

Grützner (13, p. 384) wie mit der Bewegung grosser, träger, durch andere bewegter Massen. „Schiesst man mit einer Flintenkugel gegen eine grosse, sich aber sonst leicht in ihren Angeln drehende, schwere Thüre von Holz, so durchschlägt die Kugel die Thüre, ohne sie irgendwie in ihren Angeln zu drehen. Lassen wir aber ganz dieselbe Energiemenge, welche in der bewegten Flintenkugel enthalten ist, in der Weise auf die Thüre wirken, dass wir die Masse der Kugel bedeutend vergrössern, ihre Geschwindigkeit aber bedeutend verkleinern, so würde eine derartig bewegte Kugel die Thüre mit Leichtigkeit in ihren Angeln drehen. So schädigt auch ein jäh ansteigender Inductionsschlag träge (glatte) Muskeln viel eher, als er sie zur Contraction bringt, während dieselbe Elektrizitätsmenge auf längere Zeit vertheilt, ihn vielleicht zu kräftiger Zusammenziehung veranlasst, ohne ihn zu schädigen.“ Für langsam sich abspielende Vorgänge sind eben nach Grützner naturgemäss langsam verlaufende Reize die adäquaten.

Gleichwohl scheint die Verschiedenheit der physiologischen Wirkung von Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschlägen nicht allein auf ihrem verschiedenen zeitlichen Verlaufe zu beruhen, sondern ausserdem auch auf der allerdings nicht hinlänglich erklärten Verschiedenheit ihrer elektrolytischen Wirkung. Wie Grützner (14) fand, wirken ganz allgemein rasch ansteigende Ströme und daher auch der Oeffnungsinductionsstrom viel stärker elektrolytisch, als solche von langsamerem Anstieg. Darauf dürfte es beruhen, dass auch bei directer Reizung von gleichartigen, quergestreiften oder selbst glatten Muskeln (wie z. B. der Schaalenschliessmuskeln von Anodonta) die durch einen Oeffnungsschlag ausgelöste Contraction im allgemeinen an Grösse überwiegt, beziehungsweise früher hervortritt.

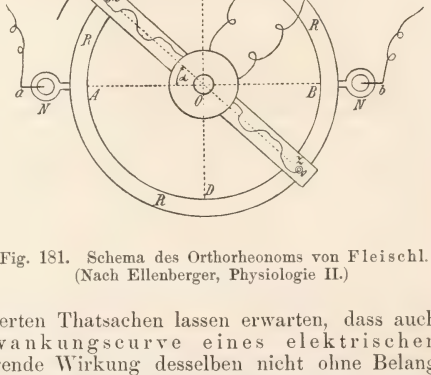


Fig. 181. Schema des Orthorheonoms von Fleischl. (Nach Ellenberger, Physiologie II.)

Die vorstehend erörterten Thatsachen lassen erwarten, dass auch die Form der Schwankungscurve eines elektrischen Stromes für die erregende Wirkung desselben nicht ohne Belang ist; doch würde es sich zum Zwecke einer genaueren Untersuchung vor Allem darum handeln, die Art des Anstiegs der Intensität (resp. Dichte) eines Kettenstromes beliebig gestalten und variiren zu können. Das Problem, einen galvanischen Strom in einem Leitungskreis von Null aus in verschiedener Steilheit zu einem gewissen Endwerthe anschwellen zu lassen, hat zuerst Fleischl (15) zu lösen versucht.

Mittels des von ihm construirten „Orthorheonoms“ gelingt es, den Reizstrom in einer der Zeit genau proportionalen Weise und innerhalb gewisser Grenzen mit beliebiger Geschwindigkeit wachsen oder

abnehmen zu lassen. Der Apparat, welchem das Princip der Wheatstone'schen Brücke zu Grunde liegt, besteht im Wesentlichen aus einem kreisförmigen homogenen Leiter (einer mit $ZnSO_4$-Lösung gefüllten Flüssigkeitsrinne). Den zwei Endpunkten eines Durchmessers entsprechend erfolgt die Zuleitung des Stromes bei *a b*. Im Mittelpunkte drehbar, befindet sich ein metallischer Leiter in der Richtung eines Durchmessers (Fig. 181 *z z*), dessen mit amalgamirten Zinkspitzen versehene Enden in die Rinne *R* tauchen. Der zu reizende Nerv wird in die Leitung dieses rotirenden Durchmessers eingeschaltet (zwischen *c d*). So oft sich nun dieser in der Richtung der Eintrittsstellen des Stromes *A B* befindet, geht ein gewisser Antheil des Stromes durch, während nach einer Drehung um 90° (in der Lage C D) dieser Antheil = Null ist. Zwischendurch nimmt derselbe mit der Grösse des Winkels (*a*) in regelmässiger Weise ab, wenn der Widerstand des Kreises gegen alle übrigen verschwindet. Fleischl zeigte, dass sich bei gleichmässiger Drehung des Rheonoms die Stromschwankungen durch eine gebrochene Linie von der Form (Fig. 182) darstellen lassen. Gleiche Abschnitte der Abscisse entsprechen gleichen Zeiten, während die Ordinaten der

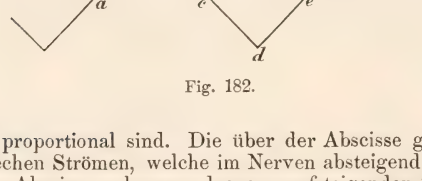


Fig. 182.

Stromstärke proportional sind. Die über der Abscisse gelegenen Ordinaten entsprechen Strömen, welche im Nerven absteigend gerichtet sind, die unter der Abscisse gelegenen dagegen aufsteigenden Strömen. Das Curvenstück (*a b c d e*) entspricht einer ganzen Umdrehung der Brücke.

Es ist ohne Weiteres klar, dass es auf diese Weise leicht gelingt, die Amplitude, Dauer und Steilheit der Schwankung innerhalb weiter Grenzen zu variiren; auch lässt es sich ermöglichen, dem Nerven etwa nur einen dem Stück (*a b c*) entsprechenden Strom zuzuführen. Die Wirkung einer einmaligen linearen Stromschwankung wurde hierauf von Fuhr (15) untersucht, der sich dabei eines ähnlichen Apparates bediente wie Fleischl. Besondere Unterschiede im Ablauf der indirect ausgelösten Muskelzuckung, gegenüber dem gewöhnlichen Reizverfahren, wobei die Stromesintensität so zu sagen unendlich steil ansteigt, haben sich dabei nicht ergeben. Stets sah Fleischl die Zuckungen erst bei einer gewissen Umdrehungsgeschwindigkeit des Rheonoms, d. h. bei einer gewissen Steilheit der Stromesschwankungen auftreten; sie dauern ferner nicht während der ganzen Zeit des Ansteigens der Intensität an, sondern beginnen bei einer gewissen Intensität und erreichen schon ihr Ende, während die Schwankungscurve noch weiter anwächst und hierauf ebenso steil absinkt. Die scharfen Wendepunkte (Knickungen) der Curve wirken nicht erregend. Es besteht daher die Reaction des Muskels während der ganzen Dauer der Stromschwankung in einer einzigen Zusammenziehung.

Nach einem wesentlich verschiedenen Princip hat dann noch Kries ein „Federrheonom" construirt und mittels desselben lineare Stromschwankungen von wechselnder Steilheit erzielt, wobei aber die erreichte Intensität constant erhalten blieb, also Schwankungen von der Form $_/\overline{\ }$. Sei ($a\,b$) (Fig. 183) ein von einem Kettenstrom durchflossener fester oder flüssiger Leiter, so herrscht an je zwei Punkten eine ihrem Abstand proportionale Spannungsdifferenz. Verbindet man daher c und d mit einem Leiter, dessen Widerstand im Vergleich zu dem Widerstand von ($c\,d$) sehr gross ist (etwa einem Nerven), so wird derselbe von einem Strom durchflossen, dessen Intensität man leicht in der gewünschten Weise linear ansteigen lassen kann, wenn, wie dies bei dem Kries'schen Apparat der Fall ist, die eine ableitende Elektrode etwa mit dem Punkt (c) fest verbunden ist, während die andere mit constanter Geschwindigkeit an dem Drahte $a\,b$ entlang gleitet und schliesslich an einem gewissen Punkte des durchströmten Leiters (Kries benützte wie Fleischl eine Flüssigkeitsrinne) festgehalten wird.

Fig. 183.

In Uebereinstimmung mit Fleischl fand auch v. Kries, dass die durch „Zeitreize" (d. h. lineare Stromschwankungen) ausgelösten Zuckungen sich im Allgemeinen in ihrem Verlauf nicht wesentlich von den durch „Momentreize" bedingten unterscheiden. Doch zeigen sich in einzelnen Fällen deutliche Unterschiede, indem die Zuckungen bei Zeitreizen merklich gedehnter verlaufen. Es muss aber hierbei berücksichtigt werden, dass die mechanischen Gestaltveränderungen bei der indirect ausgelösten Muskelzuckung nur in sehr unvollkommener Weise ein Bild von dem wirklichen zeitlichen Verlauf der Erregung am Orte der directen Reizung des Nerven geben. Wenn daher v. Kries aus seinen Versuchen den Schluss zieht, dass eine einsinnige, lineare Stromschwankung immer nur ziemlich kurze Zeit auf den Nerven erregend wirkt, so scheint dies ebensowenig gerechtfertigt, wie die Aufstellung des allgemeinen Erregungsgesetzes auf Grund der Beobachtung der Schliessungs- und Oeffnungszuckung.

In der Regel muss, um durch einen Zeitreiz eine ebenso hohe Zuckung auszulösen, wie durch einen Momentreiz, die bei einer gegebenen Anstiegsdauer (D) schliesslich erreichte Intensität (i_s) grösser sein, als die Intensität bei der den gleichen Effekt gebenden Momentreizung (i_m). Das für jeden Werth von (D) verschiedene Verhältniss $\left(\frac{i_s}{i_m}\right)$ bezeichnet v. Kries als Reizungsdivisor. Er wächst natürlich mit zunehmenden Werthen von (D) und bietet unmittelbar ein Maass für die durch die zeitliche Ausdehnung der Schwankung bedingte Schwächung des Reizeffektes. Für das Nervmuskelpräparat vom Frosch fand ihn Kries fast ausnahmslos grösser als 1. Doch kamen auch Fälle vor, wo starke Zeitreize grössere Zuckungen lieferten, als sie bei Momentanschliessungen überhaupt erreichbar sind. Dies dürfte bei träger reagirenden, irritablen Substanzen überhaupt die Regel sein. Ein Reizungsdivisor ist in solchem Falle natürlich nicht angebbar.

Wie sehr die Reactionsweise des Nerven von der Beschaffenheit, sozusagen der Beweglichkeit seiner Substanz abhängt, geht sehr klar

aus dem von v. Kries beobachteten Verhalten hervor, dass abgekühlte Nerven besser bei langer, warme dagegen besser bei kurzer Anstiegsdauer des Stromes reagiren.

Bemerkenswerth ist die secundäre Unwirksamkeit der Rheonomzuckungen, die schon v. Fleischl auffiel, und welche v. Kries bestätigte. Erst bei sehr starken übermaximalen Reizen treten secundäre Wirkungen ein. v. Kries constatirte ausserdem mittels des Capillarelektrometers stärkere Ausschläge desselben bei Zeitreizen bei gleichzeitiger Unwirksamkeit auf das secundäre Präparat. Es geht hieraus mit voller Sicherheit hervor, dass die Schwankungswelle bei Moment- und Zeitreizung einen verschiedenen zeitlichen Verlauf besitzt, derart, dass die der letzteren entsprechende durch geringere Steilheit und gestreckteren zeitlichen Verlauf charakterisirt ist. Man darf mit Bestimmtheit behaupten, dass durch lineare Stromschwankungen von endlicher Steilheit Nerven und Muskeln in einen erheblich längeren Erregungszustand versetzt werden können, als durch Momentreize.

Dies ist vielleicht auch bei der physiologischen Innervation der Fall. Die auffallend geringe Zahl von Oscillationen des Muskelstromes,

Fig. 184. Schema der Methoden zur queren Durchströmung des Nerven. (Nach L. Hermann.)

welche Lovèn sowohl bei Strychnin-Tetanus wie bei Willkürinnervation mittels des Capillarelektrometers beobachtete, würde es dann begreiflich erscheinen lassen, dass demungeachtet ein vollkommener Tetanus des Froschmuskels zu Stande kommen kann, während Inductionsschläge zu demselben Effekt in erheblich grösserer Frequenz einwirken müssen.

Abgesehen von der Intensität, Dichte, Dauer, sowie der Art des Ansteigens des Reizstromes hängt wie beim Muskel der Erfolg der elektrischen Nervenreizung auch von der Richtung des Stromes einerseits in Bezug auf die Faserung, andererseits in Bezug auf das Erfolgsorgan am Wirkungsende des Nerven ab. In ersterer Beziehung war es schon Galvani bekannt, dass quere Durchströmung eines motorischen Nerven möglichst senkrecht zur Axe der Fasern unwirksam bleibt. Galvani brückte denselben über einen nicht zu dicken, feuchten Faden (Fig. 184 *a*), durch welchen ein Kettenstrom hindurchgeleitet wurde. In Folge der geringen Breite der Strombahn in dem Nerven ist hier die Gelegenheit zur Bildung von Längscomponenten verhältnissmässig gering, ohne natürlich gänzlich ausgeschlossen zu sein. Auf der anderen Seite ist es aber fraglich, ob überhaupt ein erheblicher Stromantheil den Nerven durchsetzt, wenn nicht sehr starke

Ströme verwendet werden. Da aber letzterenfalls häufig Zuckungen eintreten, so erscheint die aus Versuchen mit schwächeren Strömen abgeleitete Folgerung betreffs mangelnder Quererregbarkeit des Nerven noch weiterer Beweise bedürftig. Hitzig (16) und Filehne (16) bedienten sich zum Zuführen des Stromes zweier Streifen aus plastischem Thon, der mit 1% Kochsalzlösung angeknetet war; die breiten dünnen Kanten der Thonplättchen wurden von beiden Seiten her dem Nerven angelegt und die Stromstärke entsprechend abgestuft. Es ergab sich ebenfalls Unerregbarkeit für quere Durchströmung.

Als das geeigneteste Verfahren erweist sich jedoch auch hier wieder wie beim Muskel die Lagerung des Nerven innerhalb eines mit indifferenter, leitender Flüssigkeit (physiologische NaCl-Lösung) gefüllten „Reizkästchens", welches von zwei gegenüberliegenden Punkten oder Flächen her durchströmt wird (Fig. 184.) Die Resultate und Folgerungen, zu welchen verschiedene Autoren gelangten, sind ungeachtet derselben angewendeten Versuchsmethode auffallend verschieden. Während A. Fick jun. (16) aus seinen Versuchen in der That eine vollkommene Unerregbarkeit des Nerven für rein quere Durchströmung ableiten zu können glaubte und damit die Vermuthung Du Bois Reymond's (16) bestätigte, dass bei möglichst gleichen Bedingungen der Einfluss des Durchströmungswinkels sich etwa seinem Cosinus entsprechend gestalten würde, hielt sich Tschirjew (16) für berechtigt, jeden Einfluss des Durchströmungswinkels gänzlich zu läugnen und die Erregbarkeit des Nerven für quere Durchströmung der „Längserregbarkeit" völlig gleichzusetzen. Hierbei war vor Allem der Umstand maassgebend, dass, wie zuerst Hermann (17) zeigte, der Leitungswiderstand des Nerven in der Längs- und Querrichtung grosse Verschiedenheiten darbietet, und zwar im letzteren Falle viel grösser ist, als im ersteren. Wurde eine Schichte parallel zu einander liegender Froschnerven zwischen zwei quadratische Glasplatten einmal der Länge und dann der Quere nach durchströmt, so war letzterenfalls der nach der Wheatstone'schen Methode gemessene Querwiderstand etwa 5mal so gross als der Längswiderstand (nach Hermann übertrifft der eine den Widerstand des Quecksilbers annähernd um das $12^1/_2$millionenfache, der andere ist nur $2^1/_2$ Millionen Mal so gross). Analoge Unterschiede ergaben sich auch für quergestreifte Muskeln und scheinen in beiden Fällen an die normalen Lebenseigenschaften der Gewebe gebunden zu sein, da ihre Grösse nach dem Absterben sich in ganz auffallender Weise vermindert zeigt. (Beim Nerven sinkt nach Hermann das Verhältniss schon durch Erwärmen auf 50° C. von 1 : 5 auf 1 : 2—4 herab.)

Mit Rücksicht auf die eben angeführten Thatsachen ist nun ohne Weiteres klar, dass bei Längsdurchströmung eines im Reizkästchen befindlichen Nerven ein grösserer Stromantheil denselben durchsetzen wird, als bei dazu senkrechter Richtung der Stromfäden, und es fragt sich nur, ob dieser Umstand in der That ausreichend ist, um die Annahme Tschirjew's gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Dies ist einerseits schon aus rein theoretischen Gründen nicht wahrscheinlich, andererseits sprechen aber auch Versuche, welche unter Hermann's Leitung von Albrecht und A. Meyer (16) ausgeführt wurden, auf das entschiedenste dagegen. In ersterer Beziehung sei nur darauf hingewiesen, dass sowohl für Pseudopodien von Rhizopoden (Actinosphaerium), wie insbesondere auch für den (quergestreiften) Muskel

die Thatsache der Unerregbarkeit für senkrecht zur Längsaxe der Elemente gerichtete Durchströmung über jeden Zweifel sichergestellt erscheint. Bei der sonstigen weitgehenden Uebereinstimmung zwischen Nerven und Muskeln in Bezug auf ihr Verhalten dem Strome gegenüber würde es wunderbar sein, wenn hinsichtlich des betreffenden Punktes eine Ausnahme stattfände. Die Herren Albrecht und A. Meyer zeigten aber ausserdem, dass, wenn es sich nur wirklich um eine reine Querdurchströmung des Nerven handelt, selbst die stärksten Ketten- und Inductionsströme wirkungslos bleiben, obschon die geringste Verlagerung des Nerven Zuckung macht. Ausgehend von gewissen schon erwähnten Erfahrungen an local alkoholisirten Nerven, denen zufolge es den Anschein hat, als ob innerhalb der betreffenden Strecke die Erregbarkeit bei gleichzeitig gesunkenem Leitungsvermögen gesteigert wäre, haben ganz neuerdings Gad und Piotrowsky (16) wieder die Quererregbarkeit des Nerven behauptet und als Beweis hauptsächlich den Umstand geltend gemacht, dass die örtliche Steigerung der Reizbarkeit durch Alkohol bei vorwiegender Querdurchströmung (innerhalb einer Rinne zwischen zwei Thonplättchen, die mit unpolarisirbaren Elektroden in Verbindung standen) stärker hervortritt als bei Längsdurchströmung. Ohne auf eine Kritik dieser Versuche hier näher einzugehen, glaube ich nicht, dass sie geeignet sind, gegenüber den früheren Erfahrungen als vollgiltige Beweise für das Vorhandensein einer Quererregbarkeit des Nerven angesehen zu werden.

Was nun die Verschiedenheiten des Reizerfolges bei, in Bezug auf das Erfolgsorgan, wechselnder Richtung eines der Länge nach den Nerven durchfliessenden Stromes anlangt, so handelt es sich hier um ein Gebiet, welches seit den ältesten Zeiten des Galvanismus vielfach und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus durchforscht wurde. Aber erst der neueren Zeit war es vorbehalten, der Lösung der sich hier darbietenden Fragen näher zu treten und die theoretische Bedeutung derselben zu würdigen. Als allgemeines Gesetz haben wir bisher die Thatsache kennen gelernt, dass ein constanter elektrischer Strom einen motorischen Nerven im Allgemeinen vorwiegend bei Schliessung oder Oeffnung des Kreises erregt, obschon unter Umständen auch der in gleicher Dichte fliessende Strom Erregungserscheinungen am Muskel bedingt. So alt nun diese Erfahrung ist, so alt ist andererseits auch die Beobachtung, dass die Grösse der Schliessungs- und Oeffnungszuckungen, ja sogar überhaupt das Hervortreten der einen oder anderen, auch davon abhängt, wie der Strom im Nerven gerichtet ist, ob er von einem dem Muskel näher gelegenen zu einem davon entfernteren Punkte aufsteigend oder in umgekehrter absteigender Richtung fliesst. Es ist hier nicht der Ort, eine ausführliche geschichtliche Darstellung der Bestrebungen zahlreicher älterer Forscher auf dem vorliegenden Gebiete zur geben, zumal dies in ebenso erschöpfender wie trefflicher Weise von Seite Du Bois geschehen ist. Es sei daher nur kurz erwähnt, dass, nachdem bereits Pfaff gewisse regelmässige Unterschiede in der Wirkungsweise auf- und absteigender Ströme wahrgenommen hatte, zuerst Ritter ein „Zuckungsgesetz" aufstellte, welches später von Nobili im Wesentlichen bestätigt wurde. Wie aus der folgenden Tabelle ersichtlich ist, spielt hier, abgesehen von der Stromesrichtung, auch die jeweilige Erregbarkeit des Präparates eine wichtige Rolle für den Erfolg der Reizung.

Ritter-Nobili's Zuckungsgesetz.

Erregbarkeitsstufen	Aufsteigender Strom	Absteigender Strom
I (Ritter)	S. Zuckung Ö. Ruhe	S. Ruhe Ö. Zuckung
II (Ritter)	S. Zuckung Ö. schwache Zuckung	S. schwache Zuckung Ö. Zuckung
III (Ritter) I (Nobili)	S. Zuckung Ö. Zuckung	S. Zuckung Ö. Zuckung
IV (Ritter) II (Nobili)	S. schwache Zuckung (Ruhe) Ö. Zuckung	S. Zuckung Ö. schwache Zuckung
V (Ritter) III (Nobili)	S. Ruhe Ö. Zuckung	S. Zuckung Ö. Ruhe
VI (Ritter) IV (Nobili)	S. Ruhe Ö. Ruhe	S. schwache Zuckung Ö. Ruhe

Ritter unterscheidet 6, Nobili 4 Erregbarkeitsstufen. Besonders auffallend ist hier der vollkommene Gegensatz der Wirkung gleichgerichteter Ströme auf der 1. (höchsten) Erregbarkeitsstufe und später (5. Stufe Ritter's), was übrigens Nobili in Abrede stellt. Nach ihm giebt es für jede Stromesrichtung nur eine starke Zuckung, und zwar ist dies für den aufsteigenden Strom die Oeffnungszuckung, für den absteigenden die Schliessungszuckung. In neuerer Zeit haben sich, wie schon erwähnt, zahlreiche Forscher bemüht, einerseits die dem Zuckungsgesetze zu Grunde liegenden Thatsachen genauer festzustellen und andererseits zugleich eine theoretische Erklärung derselben anzubahnen. Dabei war es wohl der folgenreichste und wichtigste Schritt, als Heidenhain und Pflüger fast gleichzeitig darauf hinwiesen, dass das „Zuckungsgesetz" nicht bloss eine Function der Stromesrichtung und Erregbarkeit, sondern auch der Stromstärke ist. Mit den schwächsten Strömen beginnend, hat Heidenhain (18) folgende Reihenfolge der Wirkungen am frischpräparirten Nerv beobachtet:

Stromstärke	Absteigender Strom		Aufsteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
I	Ruhe	Ruhe	Zuckung	Ruhe
II	Ruhe (seltener Zuckung)	Zuckung (seltener Ruhe)	Zuckung	Ruhe
III	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Ruhe
IV	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung

Ueber gewisse mittlere Stromstärken scheint Heidenhain nicht hinausgegangen zu sein, da die 5. Stufe Ritter's (und 3. Nobili's), nämlich Schliessungszuckung allein bei absteigender, Oeffnungszuckung bei aufsteigender Stromesrichtung am frischen Nerven nicht hervor-

trat. Alle späteren Beobachter constatirten übereinstimmend, dass bei einer gewissen mittleren Stromstärke sowohl Schliessung wie Oeffnung bei absteigender wie aufsteigender Stromesrichtung wirksam sind. Erst bei starken Strömen macht sich der erwähnte Gegensatz des Erfolges verschieden gerichteter Ströme bemerkbar. Hinsichtlich der allerschwächsten Ströme lauten dagegen die Angaben nicht übereinstimmend. Während Heidenhain als erste auftretende Zuckung Schliessungszuckung des aufsteigenden und als zweite Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes beobachtete, geben die meisten späteren Beobachter Schliessungszuckungen bei beiden Stromesrichtungen als ersten Reizerfolg schwächster Ströme an (Litteraturangaben in Herm. Handb. II, 1. p. 61.), wobei nur Verschiedenheiten hinsichtlich des Umstandes hervortreten, ob zuerst der absteigende oder aufsteigende Strom wirksam wird. Als der ohne jeden Zweifel richtigste Ausdruck des Zuckungsgesetzes muss zur Zeit die von Pflüger (2) gegebene Formulirung gelten:

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
Schwach	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittelstark	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stark	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe (schwache Zuckung)

Man sieht, dass bei frischen, leistungsfähigen, motorischen Froschnerven die Schliessung schwacher Ströme sowohl bei aufsteigender wie absteigender Richtung zuckungserregend wirkt, während ebenso die Oeffnung in beiden Fällen erfolglos bleibt. (1. Stufe des Zuckungsgesetzes.) Allmählich tritt dann bei wachsender Stromesintensität die Oeffnungszuckung hinzu, so dass die 2. Stufe dadurch charakterisirt ist, dass Schliessung und Oeffnung des aufsteigenden wie absteigenden Stromes von Zuckungen des Muskels begleitet erscheinen. Zu einem Gegensatz der Wirkungsweise verschieden gerichteter Ströme kommt es immer erst dann, wenn die Intensität eine gewisse Grenze überschritten hat, und zwar gilt dann ausnahmslos die Regel, dass nur die Schliessung des absteigenden und die Oeffnung des aufsteigenden Stromes zuckungserregend wirken, während Schliessung des aufsteigenden und Oeffnung des absteigenden Stromes stets erfolglos bleiben. Es sind diese Wirkungen so sicher und gesetzmässig, dass man sich derselben geradezu als eines Mittels bedienen kann, um auf physiologischem Wege durch den stromprüfenden Froschschenkel die Stromesrichtung zu bestimmen. Bei Demonstration des Zuckungsgesetzes ist es wesentlich, dass womöglich an einem und demselben Präparat nur die Wirkungsweise verschieden starker Ströme einer Richtung geprüft wird, ohne dabei die Lage des Nerven auf den Elektroden zu verändern, und erscheint es daher am zweckmässigsten, zwei demselben Frosch entnommene Nervmuskelpräparate gleichzeitig zu reizen, indem man die beiden Nerven in entgegengesetzter Richtung über dieselben unpolarisirbaren Elektroden brückt; man hat dann Gelegenheit, die bei wachsender Stromstärke aufeinander folgenden Ver-

änderungen der Reaction des Muskels gleichzeitig zu beobachten und sieht auf der 3. Stufe bei Schliessung des Stromes nur das eine, bei Oeffnung nur das andere Präparat zucken.

Pflüger ist es auch zuerst gelungen, eine ausreichende und befriedigende Erklärung der dem Zuckungsgesetze zu Grunde liegenden, auf den ersten Blick so auffallenden Erfahrungsthatsachen zu geben. Es handelt sich dabei vor Allem um den merkwürdigen Gegensatz der Wirkung der Schliessung und Oeffnung auf der 3. Stufe. Offenbar ist die blosse Richtungsänderung des elektrischen Stromes an sich nicht im Stande, denselben ausreichend zu erklären, und wenn, was von vorneherein kaum zu bezweifeln ist, eine Erregung des Nerven auch bei Schliessung des aufsteigenden und bei Oeffnung des absteigenden Stromes stattfindet, so kann die Wirkungslosigkeit der Reizung wohl nur in dem Umstande begründet sein, dass diese in irgend einer Weise verhindert wird, sich am anhängenden Muskel geltend zu machen. Es muss, mit anderen Worten, irgendwo innerhalb der durchflossenen Strecke eine Veränderung platzgegriffen haben, welche es verhindert, dass der Erregungsvorgang sich im einen Falle bei der Schliessung, im andern bei der Oeffnung zum Muskel fortpflanzt.

Mit Rücksicht auf die früher mitgetheilten Erfahrungen an quergestreiften und glatten Muskeln liegt nichts näher als die Vermuthung, dass es sich auch beim Nerven um antagonistische, polare Wirkungen des Stromes handelt, in dem Sinne, dass die Erregung bei der Schliessung von der Kathode, bei der Oeffnung dagegen nur von der Anode ausgeht. Wenn daher bei Schliessung eines starken absteigenden bezw. bei Oeffnung eines starken aufsteigenden Stromes Zuckung erfolgt, so ist dies ohne Weiteres verständlich, da in beiden Fällen der Fortleitung der von der betreffenden Elektrode ausgehenden Erregung zum Muskel nichts entgegensteht. Wenn dagegen ersterenfalls die Oeffnungszuckung, letzterenfalls die Schliessungszuckung ausbleibt, so wird man mit Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass bei aufsteigender Stromesrichtung die oberhalb der Anode ausgelöste kathodische Erregung an dieser selbst brandet und sich daher am Muskel nicht zu äussern vermag. Umgekehrt scheint die Oeffnungserregung, welche bei absteigendem Strom oberhalb der Kathode ausgelöst wird, an der kurz zuvor kathodischen Stelle des Nerven zu erlöschen. So wären wir denn auch hier wieder durch eine genauere Analyse der bei elektrischer Reizung motorischer Nerven hervortretenden Erscheinungen zu demselben fundamentalen Satze wie bei den contractilen Substanzen gekommen, dass nämlich der elektrische Strom nicht auf der ganzen durchflossenen Strecke gleichmässig an jedem Punkte den Vorgang der Erregung auslöst, sondern „polare" Veränderungen bewirkt, welche sich theils als Erregungs-, theils als antagonistische Hemmungserscheinungen geltend machen und ihren Ausdruck vor Allem in der 3. Stufe des Zuckungsgesetzes finden. Wir befinden uns aber hier in einer weniger günstigen Lage, als bei der directen Erregung contractiler Substanzen, wo sich die polaren Wirkungen des Stromes günstigenfalls unmittelbar durch entsprechende Gestaltveränderungen am Orte der physiologischen Pole verrathen, während man beim Nerven lediglich auf die Reactionen des von dem Reizorte mehr oder weniger

entfernten Erfolgsorgans angewiesen ist, das in der Regel einer Veränderung nur in einem ganz bestimmten Sinne fähig ist.

Bei der fundamentalen Bedeutung des von Pflüger zunächst nur als eine inductive Folgerung aus dem „Zuckungsgesetze" abgeleiteten Satzes von der polaren Erregung durch den elektrischen Strom erschien es wünschenswerth, noch weitere directe Beweise für die Richtigkeit desselben beizubringen. Wie für den quergestreiften Muskel, so sehen wir auch für den (motorischen) Nerven v. Bezold (19) bestrebt, das in Rede stehende Gesetz durch zeitmessende Versuche zu bestätigen. Die angewendete Methode, welche in beiden Fällen auf der Messung des Latenzstadiums der Muskelzuckung beruht, gestaltet sich bei indirecter Muskelreizung noch wesentlich einfacher als bei directer. Wird durch eine nicht zu kleine Strecke des Nerven eines Nervmuskelpräparates ein aufsteigender Strom von mittlerer Dichte hindurchgeleitet, so muss offenbar, wenn die Erregung bei Schliessung des Stromes an der vom Muskel entfernteren Kathode ausgelöst wird und daher einen längeren Weg zu durchlaufen hat, als die anodische Oeffnungserregung, das Latenzstadium der Schliessungszuckung merklich grösser ausfallen, als unter sonst gleichen Umständen die Latenzzeit der Oeffnungszuckung. Umgekehrt muss es sich natürlich beim absteigenden Strom verhalten. Der Unterschied entspricht in beiden Fällen offenbar der Zeit, welche die Erregung braucht, um sich durch die intrapolare Strecke hindurch fortzupflanzen. Diesen Voraussetzungen entsprachen nun in der That die Versuchsresultate von Bezold. Die Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn der Muskelzuckung verging, war grösser bei Schliessung des aufsteigenden und bei Oeffnung des absteigenden als bei der Oeffnung des aufsteigenden und der Schliessung des absteigenden Stromes.

Einen weiteren Beweis, wenigstens für die Localisation der der Oeffnungserregung zu Grunde liegenden Veränderungen des Nerven, hat Pflüger selbst geliefert, indem er zeigte, dass, wenn unter günstigen Umständen bei absteigender Stromesrichtung ein Ritter'scher Oeffnungstetanus ausgebrochen ist, derselbe sofort erlischt, sobald der Nerv etwa in der Mitte der intrapolaren Strecke durchschnitten und so der Muskel dem Einfluss der Anode entzogen wird. Derselbe Versuch bleibt natürlich ohne Erfolg, wenn es sich um Ritter'schen Tetanus nach aufsteigender Durchströmung handelt.

Um die Erscheinungen des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes vollständig zu erklären, sieht man sich durch die Thatsachen zu der Annahme gedrängt, dass der elektrische Strom nebst der erregenden Wirkung, welche bei der Schliessung von der Kathode, bei der Oeffnung dagegen von der Anode ausgeht, auch zugleich erregungshemmende Wirkungen entfaltet, über deren Localisirung wir uns zunächst nur vermuthungsweise aussprachen. Wenn man nach Analogie der erregenden Vorgänge auch die hemmenden als Polwirkungen auffasst, so würde von vorneherein und nach Analogie des Muskels anzunehmen sein, dass bei der Schliessung an der Anode, nach der Oeffnung dagegen an der Kathode Veränderungen der Nervensubstanz platzgreifen, welche sich durch eine mehr oder weniger ausgesprochene Herabsetzung der Erregbarkeit wie auch des Leitungsvermögens verrathen. Unter dieser Voraussetzung und unter Zuhilfenahme des weiteren Satzes, dass die Entwicklung der Erregung und Hemmung

nicht ganz parallel geht, indem zur Auslösung der ersteren im Allgemeinen schwächere Ströme genügen als zu einer entsprechenden Ausbildung der letzteren, lassen sich alle Erscheinungen des Zuckungsgesetzes leicht und befriedigend erklären. Denn es erscheint nun verständlich, weshalb mittelstarke Ströme sowohl bei aufsteigender wie absteigender Richtung Schliessungszuckung und Oeffnungszuckung bewirken; die durch sie bewirkte Hemmung an der Anode bezw. Kathode reicht offenbar nicht hin, um die bei aufsteigender Schliessung von der letzteren, bei absteigender Oeffnung dagegen von der Anode herabkommende Erregung vom Muskel abzublenden. Der einheitliche Reizeffect bei schwacher aufsteigender oder absteigender Durchströmung endlich erklärt sich ungezwungen durch die Annahme, dass die Grösse der beiden vom Strome ausgehenden Reizimpulse verschieden ist, indem speciell das Verschwinden des Stromes den schwächeren Reiz bildet. Bei allmählichem Anwachsen der Stromesintensität wird sich daher zunächst der mächtigere Schliessungsreiz der Kathode für jede Stromrichtung Geltung verschaffen und erst bei weiterer Steigerung auch der geringfügigere Oeffnungsreiz der Anode merkbar werden.

Es bleiben jetzt noch jene Thatsachen näher zu erörtern, welche der Annahme, dass bei der Schliessung eines Kettenstromes die Anode, nach der Oeffnung die Kathode hemmend wirkt, zu Grunde liegen. Auch hier verdanken wir Pflüger die entscheidenden Beweise. Während sich beim Muskel die polaren Hemmungsvorgänge in zweifacher Weise durch Gestaltveränderungen, sowie durch eine gleichzeitige Herabsetzung der Erregbarkeit verriethen, sind wir für den Nerven lediglich auf den Nachweis der letzteren beschränkt und werden daher im Sinne der obigen Voraussetzungen erwarten müssen, bei Anwendung genügend starker Ströme eine Herabsetzung der Erregbarkeit des Nerven an der Anode während der Schliessungsdauer, dagegen an der Kathode nach Oeffnung des Stromes zu finden. Hier macht sich aber sofort ein sehr wesentlicher Unterschied vom quergestreiften Muskel bemerkbar; denn während bei diesem die „elektrotonischen" Erregbarkeitsänderungen im Wesentlichen locale, auf die physiologischen Pole beschränkte sind, zeigt sich, dass unter gleichen Verhältnissen beim markhaltigen Nerven nicht nur die ganze intrapolare, sondern auch beträchtliche Abschnitte der extrapolaren Strecken während und nach der Durchströmung einen veränderten Erregbarkeitszustand darbieten, der im Bereiche beider Pole dem Sinne nach verschieden und entgegengesetzt ist. Nachdem bereits die älteren Galvaniker Andeutungen eines solchen Verhaltens bei Durchströmung ganzer Glieder beobachtet hatten, bewies zuerst Eckhardt (20) durch einwandfreie Versuche, dass ein Nerv, wenn eine Strecke desselben von einem constanten Strom dauernd durchflossen wird, weithin in einen veränderten Zustand geräth, der sich durch eine Steigerung oder Herabsetzung der Anspruchsfähigkeit von Punkten der intra- und extrapolaren Strecken gegen künstliche Reize äussert. Das Erstere sollte ganz allgemein jenseits der Kathode, das Letztere jenseits der Anode der Fall sein. In einer meisterhaft durchgeführten Experimentaluntersuchung, deren Resultate nebst den daran sich knüpfenden theoretischen Folgerungen den Inhalt des schon mehrfach erwähnten classischen Werkes über den „Elektrotonus" bilden, hat hierauf Pflüger alle einschlägigen Thatsachen auf das Genaueste

untersucht und die Durchforschung dieses Gebietes zum Abschluss gebracht.

Wird der mittleren Strecke eines motorischen, am einen Ende mit dem Muskel noch in Verbindung stehenden Nerven ein Kettenstrom mittels unpolarisirbarer Elektroden zugeführt, so lassen sich die durch denselben bewirkten Erregbarkeitsveränderungen am leichtesten innerhalb der zwischen Muskel und polarisirendem Strom gelegenen Nervenstrecke nachweisen. Man kann sich dann entweder eines in seiner Grösse leicht und genau abstufbaren elektrischen oder wohl auch eines chemischen oder mechanischen Reizes als „Prüfungsreiz" bedienen, wobei natürlich die Höhe der Muskelcontraction als Maass der Erregbarkeit gilt. Handelt es sich um den Nachweis einer Steigerung der Anspruchsfähigkeit, so muss selbstverständlich die durch den Prüfungsreiz vor Schliessung des polarisirenden Stromes ausgelöste Zuckung eine untermaximale sein. Ist nun der Letztere aufsteigend gerichtet und erfolgt die Reizung an einem von der Anode nicht allzuweit muskelwärts gelegenen Punkte des Nerven, so lässt sich stets eine mehr oder weniger ausgeprägte Herabsetzung der Erregbarkeit constatiren, deren Grösse mit wachsender Stärke des polarisirenden Stromes stetig zunimmt. Es kann unter diesen Umständen ein Strom, welcher vorher eine maximale Zuckung auslöste, völlig unwirksam werden und ebenso lässt sich ein kräftiger, durch elektrische oder chemische Reizung (concentrirte NaCl-Lösung) ausgelöster Tetanus momentan unterbrechen, wenn oberhalb der gereizten Stelle ein starker aufsteigender Strom geschlossen wird. Reizt man in möglichst gleicher Weise verschiedene Punkte der „myopolaren" (zwischen Muskel und polarisirenden Strom eingeschlossenen) Strecke des Nerven, so kann man sich einerseits leicht davon überzeugen, dass mit wachsender Stromstärke die Erregbarkeitsherabsetzung sich über einen immer grösseren Theil der myopolaren Strecke ausbreitet, während andererseits der Grad der Veränderung von der Anode aus rasch abnimmt. Ein vollkommen gegensätzliches Verhalten zeigen die Erregbarkeitsverhältnisse der myopolaren Strecke, bei absteigender Richtung des polarisirenden Stromes. Hier zeigt sich die Anspruchsfähigkeit unter allen Umständen gesteigert, und zwar wieder in einem um so höheren Maasse, je näher der Prüfungsreiz an die Kathode heranrückt und je stärker unter sonst gleichen Umständen der polarisirende Strom ist. Tetanisirende Reize, welche vorher keine oder höchstens Spuren von Erregung bewirkten, lösen sofort einen heftigen Tetanus aus, wenn oberhalb der gereizten Nervenstelle ein absteigender Strom von hinreichender Stärke geschlossen wird. Viel schwieriger gestaltet sich die Untersuchung der Erregbarkeit der extrapolaren („centropolaren") Nervenstrecke *oberhalb* eines aufsteigend oder absteigend gerichteten polarisirenden Stromes, ganz besonders im ersteren Falle. Hier kommt die Erregbarkeitssteigerung, wie *Pflüger* gezeigt hat, bei schwächeren Strömen zwar stets deutlich zur Geltung, schlägt aber bei starken in's Gegentheil um, indem bei einer gewissen Stärke des polarisirenden Stromes ein Reiz von bestimmter Grösse eine schwächere Muskelcontraction auslöst als vorher und endlich sogar sehr starke Reize, welche vor der Schliessung das Zuckungsmaximum bedingten, nach der Schliessung ganz unwirksam werden. Es ist dieser Umstand aber nicht sowohl einer Abnahme des Erregbarkeitszuwachses oberhalb der Kathode, also einer (centropolaren) Erregbarkeitsverminderung, zuzuschreiben,

sondern vielmehr auf die Abnahme der Erregbarkeit und des Leitungsvermögens an der unterhalb gelegenen Anode zu beziehen, welche sich mit wachsender Stärke des polarisirenden Stromes mehr und mehr geltend machen muss und jede oberhalb ausgelöste Erregung in ihrer Wirkung auf den Muskel mehr oder weniger beeinträchtigt. Darauf ist es auch wesentlich zu beziehen, dass Valentin und Eckhardt die extrapolare Erregbarkeitssteigerung oberhalb der Kathode nicht nachzuweisen vermochten. Wir werden daher annehmen dürfen, dass oberhalb des aufsteigenden Stromes ganz ebenso wie unterhalb des absteigenden die Erregbarkeitserhöhung mit der Stromstärke stetig zunimmt; wie hier ist sie auch um so beträchtlicher, je näher die geprüfte Stelle der polarisirten Nervenstrecke liegt; in einer bestimmten, zunächst von der Stromstärke abhängigen Entfernung von der Kathode wird sie gleich Null. Auch in Bezug auf das Verhalten der extrapolaren Erregbarkeit oberhalb der Anode des absteigenden Stromes hat sich vollkommene Uebereinstimmung mit den unterhalb des aufsteigenden Stromes zu beobachtenden anodischen Erregbarkeitsänderungen herausgestellt. Es bliebe jetzt nur noch das Verhalten der Erregbarkeit innerhalb der vom Strome selbst absteigend oder aufsteigend durchflossenen intrapolaren Strecke zu besprechen. Hier gilt nun, wie sofort ersichtlich ist, hinsichtlich der Schwierigkeiten der Untersuchung und der eventuell verwendbaren Methoden Alles, was früher bereits ausführlich bezüglich der gleichen Aufgabe beim Muskel hervorgehoben wurde.

Von der irrigen Voraussetzung ausgehend, dass ein Inductionsstrom auf der ganzen durchflossenen Strecke erregend wirkt, versuchte es Pflüger, auch hier zunächst die „Totalerregbarkeit" der intrapolaren Strecke in ihrer Abhängigkeit von der Stärke des polarisirenden Stromes zu bestimmen, indem er nach einem schon von Eckhardt angewendeten Verfahren durch die polarisirenden Elektroden zugleich auch den als Prüfungsreiz benützten Inductionsstrom zuführte, wie dies bereits früher für den Muskel geschildert wurde. Da sich jedoch seither herausgestellt hat, dass auch inducirte Ströme polar erregend wirken, so ist klar, dass die Ergebnisse der betreffenden Versuche in dem ursprünglich beabsichtigten Sinne nicht verwerthet werden können. Indessen hat Pflüger selbst auch schon Versuche mit chemischer Reizung einzelner Stellen der intrapolaren Nervenstrecke angestellt, wobei sich ergab, dass dieselbe in zwei durch einen „Indifferenzpunkt" getrennte Abschnitte zerfällt, in deren einem die Erregbarkeit herabgesetzt ist, während sie im anderen gesteigert erscheint, und zwar ist das Erstere wieder in der Nachbarschaft der Anode, das Letztere zur Seite der Kathode der Fall. Mit wachsender Stromstärke verschiebt sich der Indifferenzpunkt aus der Gegend der Anode nach der Kathode hin, und zwar unabhängig von der Richtung des Stromes in um so höherem Grade, je stärker der polarisirende Strom ist. Es verbreitet sich also die anodische Erregbarkeitsherabsetzung mit wachsender Stromstärke über einen immer grösseren Theil der durchflossenen Nervenstrecke. Die zuletzt erwähnten Thatsachen betreffs der Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke wurden neuerdings auch wieder von Tigerstedt (20) mittels mechanischer Einzelreize festgestellt, welcher

übrigens auch alle anderen Resultate Pflüger's vollinhaltlich bestätigte.

Von nicht minderer Wichtigkeit und nicht geringerem Interesse als die während der Schliessungsdauer eines polarisirenden Stromes hervortretenden Erregbarkeitsveränderungen sind auch die Nachwirkungen des constanten Stromes auf die Erregbarkeit des Nerven, als deren unmittelbare Folge unter Anderem die Oeffnungserregung selbst aufzufassen ist. Auch auf diesem Gebiete begegnen wir einzelnen Angaben schon aus den ersten Zeiten des Galvanismus, welche von Pflüger sorgfältig gesammelt wurden (vergl. Elektrotonus p. 72 ff.), die sich jedoch hauptsächlich auf die Bedingungen des Hervortretens, sowie die Deutung der Oeffnungserregung beziehen. Wie jedoch Pflüger selbst gezeigt hat, äussern sich die Nachwirkungen der Durchströmung nicht nur in sichtbaren Erregungserscheinungen, sondern auch in gesetzmässigen Veränderungen der Anspruchsfähigkeit aller derjenigen Nervenstrecken, welche auch während der Zeit des Geschlossenseins des polarisirenden Stromes eine veränderte Erregbarkeit zeigten. In Kürze lässt sich der Thatbestand so ausdrücken, dass man sagt: Im Allgemeinen herrscht an allen Punkten, wo während der Dauer der Durchströmung ein Zustand erhöhter Erregbarkeit nachweisbar war, unmittelbar nach Oeffnung des Stromkreises verminderte Anspruchsfähigkeit und umgekehrt. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass die positive Modification (Erregbarkeitssteigerung) beiderseits von der Kathode des polarisirenden Stromes nur vorübergehend nach der Oeffnung sich in ihr Gegentheil verkehrt und schliesslich mit einer neuerlichen Steigerung der Anspruchsfähigkeit abklingt, während die negative Modification (Erregbarkeitsherabsetzung) in der Umgebung der Anode dauernd einer positiven Modification Platz macht und auch als solche abklingt. Die Dauer der ersten Phase des Abklingens der kathodischen Erregbarkeitsveränderung (der negativen Modification) ist unter sonst gleichen Umständen um so kürzer, je stärker der polarisirende Strom war, so dass bisweilen deren Nachweis mit Schwierigkeiten verbunden erscheint (vergl. Obernier, 21) und nur möglich ist, wenn der Prüfungsreiz gleichzeitig mit oder unmittelbar nach der Oeffnung des polarisirenden Stromes einwirkt. Im Uebrigen hängt jedoch die Stärke und Dauer der Nachwirkungen durchaus von der Stärke der ursprünglich vorhandenen Veränderungen und damit natürlich auch von der Stärke des modificirenden Stromes ab.

Fassen wir die vorstehend mitgetheilten Thatsachen zusammen, so ergiebt sich Folgendes als gesichertes Resultat: Wird ein Theil eines markhaltigen Nerven dauernd von einem Kettenstrom durchflossen, so geräth der Nerv nicht nur an und zwischen den Elektroden, sondern auch extrapolar weithin in einen veränderten Zustand (Elektrotonus), der sich, abgesehen von anderen später zu besprechenden Erscheinungen, auch durch Veränderungen der Anspruchsfähigkeit für beliebige Reize äussert, und zwar herrscht während der Dauer der Durchströmung im Bereich der Kathode eine Erhöhung, im Bereich der Anode dagegen eine Herabsetzung der Erregbarkeit. Für den ersteren Zustand hat man den Namen „Katelektrotonus", für den letzteren „Anelektrotonus" einge-

führt, wobei aber ausdrücklich bemerkt sei, dass beide Ausdrücke nicht allein für die veränderte Erregbarkeit, sondern überhaupt für den veränderten Zustand der Nervensubstanz gebraucht werden, welcher durch einen elektrischen Strom im Bereiche beider Pole verursacht wird und sich, wie wir sehen werden, auch noch anders zu äussern vermag.

In sehr anschaulicher Weise lassen sich die elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen durch eine graphische Darstellung erläutern. Denkt man sich auf den Nerven als Abscissenaxe die Erregbarkeit jedes Punktes als Ordinate aufgetragen, so würde, wenn man von der Steigerung der Anspruchsfähigkeit in der Nähe des Querschnittendes absieht, die Verbindungslinie der Gipfelpunkte aller einzelnen Ordinaten im Allgemeinen eine der Abscisse parallel verlaufende Gerade darstellen. Wird nun aber durch eine mittlere Strecke ein Strom geleitet, so herrscht an der Stelle der Kathode selbst ein Zustand gesteigerter, an der Anode dagegen verminderter Erregbarkeit. Drückt man das Erstere durch eine nach Oben gezogene (positive) Ordinate aus, so lässt sich das Letztere durch eine nach Unten gehende (negative) Ordinate andeuten. Von beiden Stellen aus nimmt, wie gezeigt wurde, die Er-

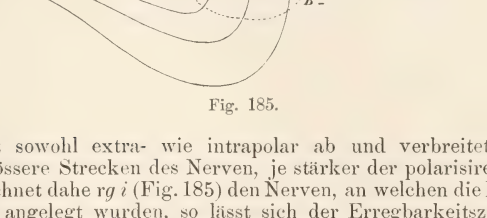


Fig. 185.

regbarkeit sowohl extra- wie intrapolar ab und verbreitet sich über um so grössere Strecken des Nerven, je stärker der polarisirende Strom ist. Bezeichnet dahe *r g i* (Fig. 185) den Nerven, an welchen die Elektroden *A* und *B* angelegt wurden, so lässt sich der Erregbarkeitszustand der einzelnen Punkte für schwache, mittelstarke und starke Ströme während der Schliessung durch die drei Curven (*a b c*) (*d e f*) und (*g h i*) darstellen. Auch hier muss wieder bemerkt werden, dass die wahre Gestalt der Curven nicht genauer bekannt ist, so dass dieselben die betreffenden Verhältnisse nur im Allgemeinen ausdrücken. Wie die Curve (*a b c*) zeigt, befindet sich bei den schwächsten Strömen fast die ganze intrapolare Strecke im Zustand erhöhter Erregbarkeit (Katelektrotonus), indem der Indifferenzpunkt in diesem Falle nahe bei der Anode gelegen ist. Man sieht ferner, dass von dem genannten Punkte aus die Erregbarkeit nach der einen Seite hin allmählich wächst, nach der andern entsprechend abnimmt; die Veränderung erreicht ihr Maximum in nächster Nähe der beiden Elektroden, um von da aus wieder bis auf Null abzunehmen. Im Vergleich zu dieser Curve ist die Strömen mittlerer Stärke entsprechende, im Allgemeinen gleich gestaltete Curve (*d e f*) vor Allem dadurch charakterisirt, dass sie eine viel grössere Strecke des Nerven umfasst und wesentlich höhere Ordinatenwerthe darbietet, während andererseits der Indifferenzpunkt etwa in der Mitte der intrapolaren Strecke liegt. Es entsprechen diese Abweichungen

dem Umstande, dass die elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen einerseits an Intensität, andererseits auch an Ausbreitung gewinnen, wenn die Stärke des polarisirenden Stromes wächst. Dasselbe lässt auch wieder die dritte, starken Strömen entsprechende Curve (*ghi*) erkennen, die insofern mit (*abc*) contrastirt, als der Indifferenzpunkt ganz nahe der Kathode liegt, so dass hier fast die ganze intrapolare Strecke sich im Zustand des Anelektrotonus befindet. Es würde leicht sein, auch die oben erwähnten Nachwirkungen des An- und Katelektrotonus graphisch darzustellen, indem sich die Erregbarkeit jedes Punktes wenigstens unmittelbar nach der Oeffnung gerade entgegengesetzt verhält, wie während der Schliessung.

Es war bisher nur von dem Einfluss der Stärke des polarisirenden Stromes auf die Grösse und Ausbreitung der elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen die Rede, doch spielt, wie ebenfalls schon Pflüger festgestellt hat, auch die Länge der durchflossenen Nervenstrecke, sowie die zeitlichen Verhältnisse der Durchströmung eine nicht unwesentliche Rolle. In ersterer Beziehung liegen, abgesehen von älteren Angaben Humboldt's, Ritter's u. A., insbesondere Bemerkungen von Du Bois Reymond vor. Nach dem Ohm'schen Gesetze ist die Intensität eines elektrischen Stromes direct proportional der elektromotorischen Kraft und umgekehrt proportional dem Widerstand des Kreises. Will man daher den Einfluss der Streckenlänge auf die Erregung selbst oder die elektromotorischen Erregbarkeitsänderungen untersuchen, so muss bei dem grossen Widerstand des Nerven vor Allem gesorgt werden, dass mit der Vergrösserung der durchströmten Strecke der Gesammtwiderstand sich nicht erheblich ändert. Du Bois Reymond erreichte dies, indem er als Widerstand einen Alkoholrheostaten einschaltete, dem gegenüber der Widerstand der durchströmten Nervenstrecke als verschwindend betrachtet werden konnte. Dabei zeigte sich, dass der extrapolare Elektrotonus (d. h. dessen galvanische Wirkungen) und die negative Schwankung als Ausdruck der Erregung sich stärker entwickeln, wenn die Länge der intrapolaren Strecke zunahm. Zu demselben Resultat gelangte später auch Pflüger.

Willy (22) prüfte dann auch die unter gleichen Umständen hervortretenden Unterschiede der Zuckungsgrösse. Er bediente sich zweier Nerven, von denen der eine in kurzer, der andere in langer Strecke vom Strome durchsetzt wurden. Es stellte sich dabei heraus, dass die stärkere Erregung der längeren Strecke nur für die Schliessung absteigender Ströme gilt, während bei Schliessung aufsteigender Ströme ein umgekehrter Erfolg als Regel gilt. Willy formulirt daher seine Beobachtungen folgendermaassen: „Die Erregbarkeit ist ceteris paribus um so stärker, je näher dem Muskel die Kathode, je weiter von ihm die Anode ist."

Unter Fick's Leitung untersuchte hierauf Marcuse (22) dasselbe Problem, indem er den Nerven in einen mit physiologischer NaCl-Lösung gefüllten kleinen parallelepipedischen Glastrog legte. Ein Paar gegenüberstehende Wände desselben bestanden aus amalgamirtem Zink und vermittelten die Zuleitung des inducirten Stromes. Je nachdem nun eine kürzere oder längere Strecke des Nerven eintauchte, wurde dieselbe vom Strom mit gleicher Dichte durchsetzt; mit wachsender Länge nahm dann die kleinste, merklich reizend wirkende Stromstärke anfangs rapid, dann immer langsamer ab „und scheint sich assymptotisch einem

Grenzwerthe zu nähern oder nach Ueberschreitung eines Minimums wieder zu wachsen". Auch bei Anwendung des constanten Stromes fand Marcuse sowohl bei aufsteigender wie bei absteigender Richtung einen begünstigenden Einfluss der längeren intrapolaren Strecke, indem die erste merkliche Zuckung früher eintrat, als bei kurzer Strecke. Zu wesentlich gleichen Resultaten gelangte auch Tschirjew (16) und Clara Halperson (23).

Von den Verhältnissen der zeitlichen Entwicklung aller den Elektrotonus charakterisirenden Veränderungen der Nervensubstanz, also auch der hier in Rede stehenden Erregbarkeitsänderungen, wird später im Zusammenhang zu handeln sein. Hier sei nur erwähnt, dass nach Pflüger die katelektrotonische Erregbarkeitssteigerung sofort nach der Schliessung des Kettenstromes nachweisbar ist, um dann langsam wieder abzunehmen, während der Anelektrotonus sich vergleichsweise langsam entwickelt und ausbreitet; das Maximum tritt unter allen Umständen erst einige Zeit nach der Schliessung ein. Wir werden später sehen, dass in dieser Beziehung volle Uebereinstimmung mit den galvanischen Veränderungen des Nerven im Zustand des Elektrotonus herrscht.

Wenn das Leitungsvermögen, um mit Gad zu sprechen, nur der Ausdruck der „Längserregbarkeit" des Nerven ist, d. h. der Fähigkeit desselben, eine örtlich ausgelöste Erregung der Länge nach von Querschnitt zu Querschnitt fortzupflanzen, so erscheint von vorneherein die Annahme am wahrscheinlichsten, dass den elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen auch gleichsinnige Aenderungen des Leitungsvermögens entsprechen. In der That scheinen ja auch die Thatsachen des Zuckungsgesetzes ganz unmittelbar darauf hinzuweisen, dass der bestehende Anelektrotonus (bei aufsteigender Stromesrichtung), sowie der schwindende Katelektrotonus (bei absteigender Stromesrichtung) eine Leitungshemmung für die im ersteren Falle von der Kathode, im letzteren von der Anode kommende Erregung bedingt. Mit Rücksicht auf die 1. und 2. Stufe des Zuckungsgesetzes würde man ferner annehmen müssen, dass die Herabsetzung des Leitungsvermögens erst bei relativ starken polarisirenden Strömen ausreichend wird, um eine wirksame Hemmung zu bedingen. Die Angaben v. Bezold's, welchem wir eine ausführliche Untersuchung über die Erregungsleitung des Nerven im elektrotonischen Zustande verdanken (19), entsprechen den gemachten Voraussetzungen nur theilweise. Es wurde früher schon hervorgehoben, dass jede oberhalb einer aufsteigend oder absteigend durchflossenen Nervenstrecke ausgelöste Erregung bei einer gewissen Intensität des polarisirenden Kettenstromes wirkungslos bleibt, weil dann, wie wir annahmen, die Herabminderung der Erregbarkeit (und des Leitungsvermögens) in der ganzen anelektrotonischen Strecke so beträchtlich ist, dass dadurch ein wirksames Hinderniss für die Fortleitung des Reizes zum Muskel gegeben ist. Bevor es aber soweit kommt, macht sich dies, wie v. Bezold zeigte, schon durch eine mehr oder weniger beträchtliche Verzögerung im Eintritt der Muskelzuckung geltend, die um so grösser ist, je stärker der polarisirende Strom war und je länger er geschlossen blieb. Um den Antheil, welchen hierbei die polarisirte Strecke, die beiden Pole, sowie die extrapolaren Nervenstrecken haben, näher festzustellen, reizte v. Bezold zunächst den Muskel direct und hierauf

den Nerven an drei verschiedenen Stellen (*a b c*) seines Verlaufes durch je einen einzelnen Inductionsschlag (Fig. 186); aus der beobachteten Verschiedenheit der Latenzstadien liess sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von *a* zum Muskel, von *b* zu *a* und von *c* zu *b* berechnen; wurde dann durch die Strecke (*c*) ein aufsteigender Kettenstrom dauernd hindurch geleitet, in dessen Kreis zugleich die secundäre Spirale eines Schlittenapparates eingeschaltet war, so musste sich bei Wiederholung der genannten vier Zuckungen der eventuelle, verzögernde Einfluss des extrapolaren Anelektrotonus auf die Geschwindigkeit der Erregungsleitung erkennen lassen. In der That zeigte sich dies ausnahmslos bestätigt, und zwar war, abgesehen von dem schon erwähnten Einfluss der Schliessungsdauer, der Werth dieser Verzögerung in jedem einzelnen Nervenquerschnitte um so beträchtlicher, je näher sich derselbe am positiven Pole des polarisirenden Stromes befand. Wenn dieses Resultat kaum überraschen konnte, indem es sich in vollster Uebereinstimmung mit dem früher geschilderten Verhalten der Erregbarkeit an den einzelnen Punkten der im Anelektrotonus befindlichen extrapolaren Nervenstrecke steht, so muss dagegen die weitere Beobachtung v. Bezold's auf den ersten Blick sehr auffallend erscheinen, der zufolge ein ganz gleichartiges Verhalten der Erregungsleitung auch dann hervortritt, wenn der polarisirende Strom bei (*c*) absteigend gerichtet, die myopolare Strecke des Nerven daher im Katelektrotonus befindlich ist. Auf Grund des Gegensatzes, welcher sich in allen übrigen Beziehungen zwischen den anelektrotonischen und katelektrotonischen Veränderungen des Nerven ausprägt, würde man von vorneherein eher das Gegentheil, d. h. eine Beschleunigung der Leitung oder wenigstens ein Gleichbleiben erwartet haben. Indessen wird die Thatsache minder befremdlich, wenn man erwägt, dass v. Bezold sehr starke Kettenströme verwendete und die Schliessungsdauer bis zu 13 Minuten ausdehnte. Unter diesen Umständen äussert sich aber auch der polar beschränkte Katelektrotonus des Muskels durch eine starke Herabsetzung der Erregbarkeit und wohl auch des Leitungsvermögens, die dann auch die Oeffnung des polarisirenden Kreises noch lange überdauert (locale Ermüdung). In der That ist es Rutherford (24) bei Anwendung schwächerer polarisirender Ströme und kürzerer Einwirkungsdauer derselben gelungen nachzuweisen, dass nur im Anelektrotonus die Leitung verzögert, im Katelektrotonus dagegen beschleunigt ist; nur bei starken Strömen oder nach langer Einwirkung

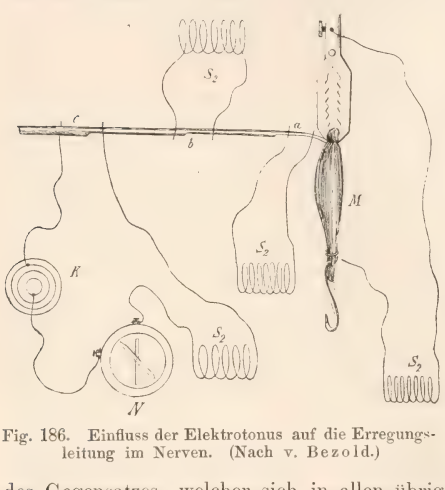


Fig. 186. Einfluss der Elektrotonus auf die Erregungsleitung im Nerven. (Nach v. Bezold.)

geht diese Beschleunigung in ihr Gegentheil über. Dass bei längerer Schliessungsdauer stärkerer Ströme auch die anfangs gesteigerte Erregbarkeit der kathodischen Nervenstellen einer sich allmählich entwickelnden Unerregbarkeit weicht, welche bis zu völliger Undurchdringlichkeit derselben selbst für die Erregung mit stärksten Inductionsschlägen gehen kann, wurde schon von Hermann (25) und Grünhagen (25) gezeigt, und später auch wieder von Werigo (25) bestätigt. Dieser Zustand entwickelt sich wie beim Muskel um so schneller, je stärker der polarisirende Strom ist und kann dann intra- und extrapolar so rasch auftreten, dass es kaum möglich ist, die vorhergehende Erregbarkeitssteigerung nachzuweisen. Bei schwachen Strömen dauert es dagegen stundenlang, ehe diese secundäre Erregbarkeitsänderung hervortritt. Wird der polarisirende Strom in dem Augenblick geöffnet, wo eben die Kathode undurchgängig geworden ist, so kehrt fast in demselben Momente auch die Erregbarkeit (Leitungsfähigkeit) wieder, um bei neuerlicher Schliessung des Stromes sofort wieder zu schwinden. v. Bezold versuchte es auch, sich über das Leitungsvermögen innerhalb der intrapolaren Strecke selbst Aufschluss zu verschaffen und gelangte zu der Annahme eines in seiner Lage von der Stromstärke unabhängigen, die durchflossene Strecke halbirenden Indifferenzpunktes, von dem aus die Leitungsfähigkeit nach beiden Polen hin gleichmässig abnimmt.

In nächster Beziehung zu den vorstehend besprochenen Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven im Zustande des Elektrotonus und insbesondere auch zu dessen unmittelbaren Nachwirkungen stehen eine Reihe von Erregungs- und Hemmungserscheinungen, welche nun noch in Kürze erörtert werden müssen. Hinsichtlich der Oeffnungserregung wurde schon früher bemerkt, dass sie als eine Nachwirkung der Durchströmung im Sinne Ritter's, d. h. als eine Reaction des Nerven gegen gewisse, durch den Strom bewirkte Veränderungen aufzufassen ist. Ritter drückt sich in dieser Beziehung sehr charakteristisch folgenderweise aus (Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus, I. p. 78 ff. 1802): „Wir haben die Phänomene bei der Trennung galvanischer Batterien einen Gegenstand von ganz eigenthümlicher Wichtigkeit genannt. Wir kommen daran, dies zu rechtfertigen. Es geschieht in der einzigen Erwägung des grossen Umstandes, dass sie eintreten im Augenblicke, wo der organische Körper und seine Theile dem Einfluss der Batterie soeben entzogen werden. Sie können also auf keine Weise eine directe Wirkung der Batterie mehr sein, denn wie sollte doch diese dergleichen vermögen, da sie nicht mehr gegenwärtig ist? — Der in ihrer Kette gewesene Organismus selbst muss sie geben, und dass er sie giebt, kann blos darin liegen, dass er eben in jener Kette war, denn ohne dies hätte er sie nicht gegeben."

In der That dürfte es, wie Pflüger bemerkt, schwer sein, für das eigentliche Wesen der Oeffnungserregung einen richtigeren und treffenderen Ausdruck zu finden, und wenn in neuerer Zeit versucht worden ist, dieser ursprünglichen Auffassung der Oeffnungserregung, wonach dieselbe auf dem Verschwinden eines durch den Strom erzeugten eigenthümlichen Zustandes beruht, einen anderen Sinn unterzulegen, so kann man dem, wie noch zu zeigen sein wird, nur theilweise zustimmen.

Mit Rücksicht auf die späteren Ermittelungen insbesondere Pflüger's hat man dann den Sachverhalt gewöhnlich so ausgedrückt, dass man sagte: So wie die Schliessungserregung durch das Entstehen des Katelektrotonus (d. h. der Gesammtheit der an der Kathode durch den Strom bewirkten Veränderungen der Nervensubstanz) bedingt wird, so ist die Oeffnungserregung die unmittelbare Folge des Schwindens der anelektrotonischen Veränderungen. Die den Elektrotonus bezw. sein Schwinden begleitenden Erregbarkeitsänderungen gestatten nun aber, wie mir scheint, noch einen Schritt weiter zu gehen in der Erklärung der betreffenden Phänomene. Man muss sich dabei vor Allem erinnern, dass, wie dies mehrfach auch schon von anderer Seite ausgesprochen worden ist, eine scharfe Grenze zwischen Erregbarkeitssteigerung und Erregung nicht wohl angenommen werden kann. Eine über eine gewisse Grenze hinausgehende Erregbarkeitssteigerung kann unmittelbar in Erregung übergehen, und umgekehrt äussert sich eine schwache dauernde latente Erregung, die noch nicht zu sichtbaren Folgewirkungen führt, nur durch eine gesteigerte Anspruchsfähigkeit. Nun ist sowohl das Entstehen des Katelektrotonus wie das Verschwinden des Anelektrotonus von einer immer leicht nachweisbaren starken Erregbarkeitssteigerung begleitet, die an den Polen selbst die grösste Intensität erreicht und hier in der That zur Auslösung einer wirksamen Erregung führt, wenn sonst die Bedingungen günstig sind. Nach dieser Auffassung stehen daher die nur eine Theilerscheinung des „Elektrotonus" ausmachenden Veränderungen der Erregbarkeit beim Nerven ebenso wie beim Muskel in einer ganz unmittelbaren Beziehung zu den die beiden Momente des Entstehens und Verschwindens, der Schliessung und Oeffnung des Stromes markirenden Erregungserscheinungen. Nicht um eine besondere der Erregung zu Grunde liegende Veränderung der lebendigen Substanz handelt es sich, welche ihrer Natur nach verschieden wäre von den Veränderungen, deren Ausdruck die Erregbarkeitssteigerung ist, sondern Beides sind nur verschiedene Aeusserungen einer und derselben Zustandsänderung, welche die erregbare Substanz unter dem Einfluss des elektrischen Stromes im einen Falle an der Kathode, im andern an der Anode erleidet.

Ein wie es scheint für alle irritablen Substanzen geltendes Gesetz bezieht sich auf die Thatsache, dass nach länger andauernder oder oft wiederholter Schliessung eines Kettenstromes bei unveränderter Lage der Elektroden und unveränderter Richtung des Stromes der Erfolg der Schliessungsreizung mehr und mehr abnimmt und schliesslich gänzlich ausbleibt. Es wurde schon beim Muskel darauf hingewiesen, dass es sich hier nicht um eine sich allmählich entwickelnde Unerregbarkeit der ganzen durchflossenen Strecke handelt, sondern vielmehr um eine locale Veränderung derjenigen Stelle (bezw. Stellen), an welcher oder an welchen primär der Vorgang der Erregung, und zwar während der ganzen Schliessungsdauer des Stromes, ausgelöst wird, d. h. nämlich an der physiologischen Kathode. Der einfachste Beweis hiefür ist durch dem Umstand gegeben, dass der Muskel bei Wendung des Stromes auf das Lebhafteste reagirt, in der Regel sogar deutlich stärker als vordem. Ganz dasselbe gilt nun auch für indirecte Muskelreizung vom Nerven aus. Schon Volta und

nach ihm Marianini waren hier zu dem Resultate gekommen, dass jede Stromesrichtung die Erregbarkeit für sich herabsetzt, für die entgegengesetzte aber erhöht. „Denn leite man einen Strom durch ein galvanisches Präparat so, dass der eine Schenkel aufsteigend, der andere absteigend durchflossen ist, so verlieren sich allmählich um so mehr die Zuckungen in beiden Schenkeln, je länger die Kette geschlossen war. Kehrt man aber dann den Strom um, so erscheinen in beiden Schenkeln wiederum die lebhaftesten Zusammenziehungen des Muskels." Wie schon früher erwähnt, bezeichnet man diese Erscheinungen demgemäss als „Volta'sche Alternativen" oder „Abwechselungen". In neuerer Zeit hat insbesondere Rosenthal (26) die einschlägigen Thatsachen zum Gegenstande einer eingehenderen Untersuchung gemacht, deren wesentlichstes Resultat er in dem folgenden Satze zusammenfasst: „Jeder constante Strom, welcher eine Zeit lang einen motorischen Nerven durchströmt, versetzt denselben in einen Zustand, worin die Erregbarkeit für die Oeffnung des einwirkenden und Schliessung des entgegengesetzten Stromes erhöht, dagegen für die Schliessung des ersteren und die Oeffnung des letzteren herabgesetzt ist." Schon Ritter war es bekannt, dass der Oeffnungstetanus sofort verschwindet und der Muskel augenblicklich erschlafft, wenn der auslösende Kettenstrom in derselben Richtung wie vorher geschlossen wird, ganz ebenso wie auch bei directer Muskelreizung die anodische Oeffnungsdauercontraction durch Schliessung des gleichgerichteten Stromes unterdrückt wird. Rosenthal fügte dem weiter hinzu, dass Schliessung des Stromes in entgegengesetzter Richtung den Ritter'schen Tetanus nicht nur nicht beseitigt, sondern sogar erheblich verstärkt, während dann Oeffnung des Kreises so wirkt, wie Schliessung des gleichgerichteten Stromes, d. h. den Tetanus aufhebt. Ein bereits erloschener Oeffnungstetanus lässt sich durch Schliessung eines entgegengesetzt gerichteten Stromes auch selbst dann noch wieder hervorrufen, wenn Schliessung und schnelle Wiederöffnung des gleichgerichteten Stromes dies nicht vermag. Hat man den nach Oeffnung eines auf- oder absteigenden Stromes eingetretenen Tetanus durch Schliessung des entgegengesetzt gerichteten verstärkt, und lässt man nun diesen letzteren dauernd geschlossen, so verschwindet der anfangs verstärkte Tetanus allmählich. Bleibt aber der Strom auch nach dem Verschwinden noch länger geschlossen, so tritt endlich bei der Oeffnung desselben wieder Tetanus ein, und das Präparat verhält sich nun gegen diesen Strom wie vorher gegen den entgegengesetzten, d. h. so, als ob dieser Strom ursprünglich auf den Nerven eingewirkt hätte. Der neue Strom hat also dann die vom ursprünglichen erzeugte Modification zunächst aufgehoben und fängt nun von vorne an, dieselbe Modification in seinem Sinne zu erzeugen.

Alle diese Thatsachen erklären sich, wie man leicht sieht, unmittelbar aus den oben geschilderten polaren Erregbarkeitsänderungen, beziehungsweise Erregungs- und Hemmungswirkungen am Nerven, ja sie hätten sogar auf Grund derselben vorhergesagt werden können. In diesem Sinne ist das Rosenthal'sche Gesetz nichts weiter als eine Folgerung aus dem polaren Erregungsgesetze in der oben besprochenen erweiterten Form, eine nothwendige Folge des gleichzeitigen Antagonismus der an beiden Polen durch den Strom erzeugten Veränderungen

und des successiven Contrastes derselben an einem und demselben Pole während der Schliessung und nach Oeffnung des Stromes. So erscheint es fast selbstverständlich, dass Wiederschliessung des gleichgerichteten Stromes eine dauernde Oeffnungserregung sofort aufhebt, da ja im gleichen Augenblick wieder Anelektrotonus an allen den Stellen des Nerven herrscht, deren Erregbarkeit noch eben gesteigert war. Umgekehrt muss natürlich Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes wirken, wobei die Erregung in Folge des schwindenden Anelektrotonus durch den an gleicher Stelle entstehenden Katelektrotonus unterstützt wird.

Bei der Bedeutung, welche die Anwendung des elektrischen Stromes in der praktischen Heilkunde gewonnen hat, erscheinen die zahlreichen Bestrebungen begreiflich, die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen und das Zuckungsgesetz auch am lebenden Menschen zu prüfen. Es ist jedoch von vorneherein ersichtlich, dass die Schwierigkeiten der Untersuchung hier ganz unverhältnissmässig grössere sind, indem die complicirten und zum Theil unübersehbaren Verhältnisse der Stromverzweigung und -Leitung einen directen Vergleich der Resultate mit den Erfahrungen bei Reizung frei präparirter Nerven ausserordentlich erschweren und oft genug ganz unmöglich machen. Unter allen Umständen erscheint aber bei Beurtheilung des Werthes der am Menschen gewonnenen Erfahrungen die grösste Vorsicht geboten.

In der älteren Litteratur des Galvanismus findet sich betreffs Erregbarkeitsänderungen menschlicher Nerven unter dem Einfluss elektrischer Durchströmung nur eine oft citirte Angabe von Ritter (1802). Tauchte er beide Hände in 2 Wassergefässe, welche mit den Polen einer starken Batterie verbunden waren, so entstand nach längerer Zeit — Ritter blieb ½ Stunde mit der Batterie in Verbindung — in dem aufsteigenden durchströmten Arm eine merkliche Zunahme der Beweglichkeit, in dem absteigenden durchflossenen dagegen eine immer grösser werdende Abnahme derselben. Nach Oeffnung des Kreises dauerten diese Veränderungen noch eine kurze Zeit an. Pflüger erblickte in diesem Versuch eine vollkommene Bestätigung seiner am Froschpräparate gewonnenen Ergebnisse. Schliessen wir eine Kette durch beide Arme, „so werden die Armnerven von ungleich dichteren Strömen durchflossen, als das Armgeflecht oder gar das Rückenmark mit seinen motorischen Wurzelnerven, weil hier der Querschnitt der Strombahn so ausserordentlich gross ist, dass wir im Allgemeinen die Stromdichte für verschwindend ansehen dürfen. Aus diesem Grunde kann man den absteigend durchflossenen Arm sich so vorstellen, als ob die positive Elektrode auf die Schulter, die negative auf die Hand aufgesetzt sei. Für den aufsteigend durchflossenen findet demnach die umgekehrte Vertheilung statt.“ Da nun Reize oberhalb eines absteigenden Stromes schwächere Zuckungen als normal auslösen, oberhalb eines aufsteigenden dagegen stärkere, so scheint die Uebereinstimmung mit den Gesetzen des Elektrotonus in der That eine vollständige zu sein, wenn man berücksichtigt, dass hier „das Sensorium selber das Geschäft der Reizung einmal oberhalb einer positiven Elektrode, dann oberhalb einer negativen übernimmt“. Erst viel später versuchte wieder Fick (27), elektrotonische Erregbarkeitsveränderungen am Menschen zu erzielen. Er wollte den Ulnaris an der hinteren Seite des Condylus internus polarisiren, um

den Anelektrotonus zu prüfen, aber es gelang nicht. „Bei einer fast unerträglichen Stromstärke (10—14 Bunsen) war keine Spur von Lähmung in den vom Ulnaris abhängigen Muskeln wahrnehmbar.“ Fick bezieht den Misserfolg auf die Unmöglichkeit, hinreichend starke Ströme anzuwenden, was um so unwahrscheinlicher ist, als die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen sonst schon bei äusserst schwachen Strömen hervortreten.

Es folgten Untersuchungen von Eulenburg (27), Erb (27), Samt (27) und Anderen, welche zum Theil widersprechende Resultate ergaben, anderentheils die Pflüger'schen Sätze bestätigten. Das Letztere glaubte Eulenburg aus seinen Versuchen folgern zu dürfen, indem er durchwegs im Bereich der Anode eine Abnahme, in dem der Kathode eine Zunahme der Erregbarkeit fand. Erb dagegen beobachtete anfangs an seinem eigenen Nervus Ulnaris in der Nähe der Kathode eine Abnahme, an der Anode eine Zunahme der Erregbarkeit, was, wie Helmholtz später hervorhob und Erb bestätigt fand, im Wesentlichen auf die durch die Leitungsverhältnisse im Arm bedingte Bildung secundärer Elektrodenstellen zurückzuführen ist. Samt wieder gelangte in verschiedenen Fällen zu ganz widersprechenden Resultaten und führte diese scheinbare Inconstanz der Reaction auf eine Inconstanz des Nerven selbst zurück.

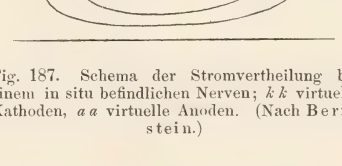


Fig. 187. Schema der Stromvertheilung bei einem in situ befindlichen Nerven; *k k* virtuelle Kathoden, *a a* virtuelle Anoden. (Nach Bernstein.)

Für jeden Unbefangenen dürfte es ungeachtet der angedeuteten Widersprüche von vorneherein keinem Zweifel unterliegen, dass, wenn es möglich wäre, menschliche motorische Nerven in derselben einwandfreien Weise zu prüfen, wie den Nerven eines Froschschenkels, sich auch im Wesentlichen dasselbe Verhalten der Erregbarkeit unter dem Einflusse eines Kettenstromes herausstellen würde, und dass am lebenden Menschen oder am unversehrten Thier der eigentliche Thatbestand nur dadurch verdeckt wird, weil die den Nerven umgebenden Gewebemassen und die Art der Elektrodenanlage so viele unberechenbare Complicationen schaffen. In der That fand neuerdings auch A. de Watteville (27) bei genauer Berücksichtigung aller möglichen Fehlerquellen eine vollkommene Uebereinstimmung der elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen am Nerven des lebenden Menschen mit jenen am Nerven des Frosches, und zwar sowohl in Bezug auf die Wirkungen während der Schliessungsdauer des modificirenden Kettenstromes, wie auch hinsichtlich der Nachwirkungen bei Oeffnung des Kreises.

Dieselben Erwägungen, welche soeben mit Bezug auf die Schwierigkeiten und Fehlerquellen bei Untersuchung des Elektrotonus am lebenden Menschen geltend gemacht wurden, kommen nicht minder auch bei allen jenen Versuchen in Betracht, welche zum Nachweis des Zuckungsgesetzes an unversehrten lebenden Thieren angestellt worden sind. Auch hier herrscht eine ganz ähnliche Unsicherheit der Angaben verschiedener Autoren, die sich ebensosehr in der Verschiedenheit der Resultate wie in der angewendeten Methodik ausprägt. Vor Allem scheint es unmöglich,

von einer bestimmten Richtung des Stromes im Nerven zu sprechen, solange sich derselbe noch in situ befindet, da, wie auch Hermann hervorhebt, „der Strom sich dann nothwendig so verzweigt, dass er beide scheinbar extrapolare Strecken ebenfalls und zwar in einer der intrapolaren entgegensetzen Richtung durchfliesst" (H. Handb. II. 1. p. 62) (Fig. 187). Man hat daher vielfach auch hier zu der sogenannten „unipolaren" (oder richtiger monopolaren) Reizmethode seine Zuflucht genommen, deren Anwendung, wie früher gezeigt wurde, für die directe Muskelreizung unter Umständen Vortheil gewährt, wo es nur darauf ankommt, die localen sichtbaren Wirkungen des Stromes an Stelle seiner grössten Dichte zu untersuchen. Für den Nerven muss es aber als durchaus illusorisch bezeichnet werden, bei nur irgend erheblicher Stromstärke die Wirkung des einen Poles sozusagen isolirt für sich zur Geltung zu bringen. Zunächst ist klar, dass, wenn auch nur der eine Pol möglichst begrenzt dem Nerven anliegt, während der andere mit breiter Fläche eine entfernte (indifferente) Körperstelle berührt, dadurch zwar erreicht wird, dass die Dichte des Stromes an der physiologischen Anode und Kathode des Nerven ungleich ausfällt, keineswegs aber, dass nur der eine Pol in Bezug auf seine physiologische Wirkung in Betracht kommen kann. Dies wird unter Umständen bei schwächsten Strömen der Fall sein können, allein schon bei geringer Steigerung der Stromesintensität wird dann auch jedesmal die Wirkung des anderen Pols zur Geltung kommen müssen. Jeder Nerv, der eine Anode hat, muss eben auch eine Kathode haben, auch wenn nur eine Elektrode mit ihm in directer Verbindung steht, und es kommt immer nur auf das Verhältniss der Dichte des Stromes an beiden Polen an, ob die eine oder andere Wirkung überwiegt oder allein hervortritt. Hiermit steht auch die Erfahrung in Uebereinstimmung, dass bei monopolarer Reizung eines motorischen Nerven mit der Anode ganz ebenso wie mit der Kathode, nur vielleicht bei etwas höherer Stromstärke, Schliessungszuckung (die „Anodenschliessungszuckung" der Pathologen) beobachtet wird. Wenn unter den Pathologen vielfach die Meinung verbreitet war (vergl. z. B. Brenner 27), es seien die Resultate der monopolaren Nervenreizung in Bezug auf ihre theoretische Verwerthbarkeit unmittelbar den Ergebnissen der gewöhnlichen bipolaren Erregung an die Seite zu stellen, und wenn diese Auffassung neuerdings auch physiologischerseits getheilt wird (vergl. Jofé 28), so kann dies bei aller Berechtigung, die monopolare Reizmethode in einzelnen Fällen mit Vorsicht zu verwerthen, am allerwenigsten für das Studium der elektrischen Nervenreizung zugegeben werden. Hier kommt man, wie die erwähnte Untersuchung von Jofé zeigt, zu unzweifelhaft falschen Schlussfolgerungen, denen gegenüber die durch zahllose Thatsachen und Erfahrungen festbegründeten Fundamentalsätze der Elektrophysiologie nach wie vor die Grundlage aller weiteren Forschungen bilden werden. Ich darf daher hier auch alle jene Untersuchungen unberücksichtigt lassen, welche es sich zur Aufgabe stellten, das Zuckungsgesetz am Menschen oder am unversehrten Thier nachzuweisen, zumal irgendwelche neue Gesichtspunkte dabei nicht gewonnen wurden.

Wie leicht ersichtlich ist, werden die dem Pflüger'schen Zuckungsgesetze zu Grunde liegenden Erscheinungen durch örtliche oder allgemeine Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven mehr oder weniger

beeinflusst werden müssen, so dass es nicht verwundern kann, wenn unter gewissen Bedingungen scheinbare Ausnahmen von der Regel sich geltend machen. Hier ist, abgesehen von der bekannten Neigung der Präparate von „Kaltfröschen" zu tetanischer Dauererregung, welche dieselben zur Demonstration des Zuckungsgesetzes fast ganz ungeeignet erscheinen lässt, vor Allem des Einflusses zu gedenken, welchen die Nähe eines künstlichen Querschnittes nicht nur im Allgemeinen auf die Erregbarkeit, sondern auch besonders auf die Wirkungsweise von Kettenströmen ausübt.

In ersterer Beziehung sei schon hier erwähnt, dass die erhöhte Anspruchsfähigkeit des Querschnittendes eines markhaltigen Nerven im Wesentlichen als eine Folge des Katelektrotonus aufzufassen ist, welcher innerhalb einer gewissen Strecke vom Querschnitt aus durch innere Nebenschliessung des Nervenstromes erzeugt wird, eine Thatsache, auf welche später noch näher einzugehen sein wird. Hier soll zunächst nur von dem Einfluss des Querschnittes auf die polaren Wirkungen des Stromes die Rede sein.

Legt man an das Querschnittende eines motorischen Froschnerven unpolarisirbare Elektroden derart an, dass die untere, den „Längsschnitt" berührende Elektrode der oberen, am Querschnitt gelegenen hinreichend genähert ist und so die intrapolare Strecke sehr kurz wird, so erhält man selbst mit schwächsten Strömen immer nur der dritten Stufe des Zuckungsgesetzes entsprechende Erfolge. Bei etwas grösserem Abstande der peripher gelegenen Elektrode (intrapolare Strecke = 1—2 cm) tritt dagegen als Reizerfolg mit schwachen Strömen in der Regel Schliessungszuckung bei aufsteigender, Schliessungs- und Oeffnungszuckung bei absteigender Stromesrichtung hervor. Hierher gehört offenbar auch der von Heidenhain (29) angegebene Versuch, den Nerven zwischen den Elektroden zu durchschneiden und die Schnittenden wieder zu verkleben, wobei, wenn der Schnitt hinreichend nahe an der myopolar gelegenen Elektrode geführt wurde, nur die Wirkungen dieser letzteren übrig bleiben. Es scheint, dass die Zone herabgesetzter Erregbarkeit in der Nähe der Schnittfläche an Nerven warmblütiger Thiere beträchtlich grösser ist, als an solchen von Kaltblütern. Wenigstens gelingen die in Rede stehenden Versuche im ersteren Falle bei einer viel grösseren Distanz der Elektroden, als im letzteren. Legt man den Nervus ischiadicus eines Säugethieres oder Vogels in möglichst grosser Ausdehnung blos und durchschneidet denselben, nachdem man sich vorher von der ausschliesslichen Wirksamkeit der Schliessung nicht zu starker, auf- oder absteigender Ströme überzeugt hat, auf der dem Centrum näher gelegenen Elektrode, so beobachtet man bei geringem Abstande der Elektroden (etwa 1 cm) unter den gleichen Bedingungen wie früher bei absteigender Stromesrichtung nur Schliessungszuckung, bei aufsteigender nur Oeffnungszuckung. Aehnliche Erfolge lassen sich bei Froschnerven durch Erwärmung des Schnittendes auf 40—60° C. oder durch Gefrieren in einer Ausdehnung von etwa 1 cm erzielen. Durch allmähliches Verschieben der Elektroden bei einer Spannweite von 1—2 cm findet man dann immer leicht die Lage derselben heraus, bei welcher, von den schwächsten Strömen angefangen, bei aufsteigender Stromesrichtung nur Oeffnungszuckung, bei absteigender nur Schliessungszuckung ausgelöst wird. Es liegt hierin, wie man leicht

sieht, ein neuer und sehr schlagender Beweis für die Richtigkeit des polaren Erregungsgesetzes.

Wie früher gezeigt wurde, wirkt bei Durchströmung eines regelmässig parallelfaserigen Muskels die Schliessung oder Oeffnung eines Stromes nur dann in normaler Weise erregend, wenn die wirksame Elektrode an dem unversehrten Muskelende sich befindet. Die Erklärung, welche ich von dieser Erscheinung gegeben habe, legt bei der weitgehenden Uebereinstimmung in dem Verhalten von Muskeln und Nerven gegen den elektrischen Strom die Vermuthung nahe, dass analoge Erscheinungen auch an partiell verletzten Nerven hervortreten würden. Wie jedoch die vorstehend erwähnten Thatsachen zeigen, genügt es nicht, die eine Elektrode an den Querschnitt eines sonst frischen Nerven zu legen, während die andere beliebige Punkte der Längsoberfläche berührt, sondern es muss, um einen der dritten Stufe des Pflüger'schen Gesetzes entsprechenden Erfolg zu erzielen, vom Querschnitt aus eine beträchtliche Strecke des Nerven unter möglichster Erhaltung der feineren histologischen Structur abgetödtet werden. Es hat dies, wie später noch ausführlich zu erörtern sein wird, seinen Grund in dem Umstande, dass beim markhaltigen Nerven in Folge einer eigenartigen Ausbreitung des Reizstromes sowohl zu beiden Seiten der Kathode, wie auch beiderseits von der Anode zahlreiche Aus- bezw. Eintrittsstellen von Stromfäden vorhanden sind, so dass sich die „physiologische Kathode" resp. Anode über einen nach der jeweiligen Stärke des Stromes verschieden grossen Abschnitt des Nerven erstreckt. Es zerfällt daher nicht nur die intrapolare Nervenstrecke in 2 je nach der Länge derselben und der Stärke des Stromes verschieden grosse Abschnitte, welche man als den kathodischen und anodischen bezeichnen kann, sondern jeder derselben umfasst auch noch einen grösseren oder kleineren Theil der extrapolaren Nervenstrecken. Beide Abschnitte, in deren einem (dem kathodischen) bei der Schliessung, in dem andern bei der Oeffnung des Stromes gleichzeitig an vielen Stellen der Erregungsvorgang ausgelöst wird, sind durch einen Punkt von einander getrennt, den man als „Indifferenzpunkt" bezeichnet hat.

Tödtet man den Nerven in möglichst beschränkter Ausdehnung und ohne wesentliche Aenderung der Structur an der Stelle ab, welche dem Berührungspunkte der vom Muskel entfernteren Elektrode entspricht, so hat man dadurch allerdings den extrapolaren Antheil des nach der jeweiligen Stromesrichtung kathodischen oder anodischen Abschnittes ausgeschaltet; allein die erregende Wirkung des intrapolaren Antheiles ist durch den genannten Eingriff keineswegs beseitigt, solange nicht auch die Erregbarkeit jener Stellen beträchtlich herabgesetzt ist, welche dem erwähnten Indifferenzpunkt zunächst gelegen sind. Denn nur diese spielen selbstverständlich in dem hier vorausgesetzten Falle mit Rücksicht auf das Zustandekommen oder Fehlen der von der oberen Elektrode ausgehenden Erregung dieselbe Rolle, wie die Faserenden des durchströmten und an einem Ende verletzten, parallelfaserigen Muskels (Biedermann 30).

Auch gewisse chemische Substanzen lassen sich zur partiellen Abtödtung markhaltiger Nerven gut verwenden, und schon Harless (30) theilte gelegentlich seiner Untersuchungen über die Wirkungen des Ammoniak auf die Nervenstämme Versuche mit, deren Ergebnisse mit den eben erwähnten Resultaten der localen Abtödtung eines Nerven

im Wesentlichen übereinstimmen. Bekanntlich zeichnet sich das Ammoniak dadurch aus, dass es, in concentrirter Lösung angewendet, ausserordentlich rasch die Lebenseigenschaften des Nerven am Orte der Einwirkung zerstört, ohne denselben zu erregen und (wenigstens in der ersten Zeit) die Structurverhältnisse wesentlich zu alteriren. Man ist daher in den Stand gesetzt, durch Auftragen von Ammoniak mittels eines kleinen Pinsels, wie dies Harless that, auf Stellen der intrapolaren Strecke den kathodischen, beziehungsweise anodischen Abschnitt eines durchströmten Nerven, d. i. die Gesammtheit aller jener Punkte, welche bei einer gegebenen Stromstärke und Elektrodenstellung als Aus-, beziehungsweise Eintrittsstellen des Stromes betrachtet werden müssen, functionell abzutrennen, die intrapolare Strecke sozusagen ohne Veränderung der Structur im Indifferenzpunkte zu durchschneiden, so dass im betreffenden Falle immer nur jene Reizwirkung zur Geltung kommen kann, welche der nach der Peripherie hin gelegenen Elektrode entspricht, also Schliessungserregung bei absteigender, Oeffnungserregung bei aufsteigender Stromesrichtung. Da sich die Wirkung des Ammoniaks (und in geringerem Grade auch die jeder anderen chemischen Substanz in gelöstem Zustande) auch bei möglichst vorsichtiger localer Application mit der Zeit über jene Stelle hinaus erstreckt, welche ursprünglich mit demselben in Berührung gekommen war, jedoch um so schwächer wird, je weiter man sich von dem Orte der directen Einwirkung entfernt, so ist klar, dass nach dem Auftragen von Ammoniak im Bereich der central gelegenen Elektrode die Abstufung der Erregbarkeit in auf einander folgenden Querschnitten der Nerven eine sehr allmähliche sein wird. Es ist in Folge dessen auch gar nicht nöthig, das Ammoniak auf die intrapolare Strecke selbst aufzutragen, vielmehr genügt es, insbesondere bei nicht zu grosser Distanz der Elektroden, diejenige Stelle der Nerven mit Ammoniak zu benetzen, welche der centralen Elektrode aufliegt oder, wenn die Reizung in der Continuität des Nerven erfolgt, gar schon jenseits derselben innerhalb der „centropolaren" Strecke sich befindet. Wenn die fortschreitende Ammoniakwirkung bereits in das Bereich der unteren wirksamen Elektrode vorgedrungen sein sollte, so erscheint es natürlich nöthig, mit den in gleichem Abstand erhaltenen Elektroden etwas weiter am Nerven herabzurücken. Befinden sich aber die Elektroden in richtiger Stellung, so dass die Stromvertheilung den oben erörterten Bedingungen entsprechend sich gestaltet, so besteht der Reizerfolg ausnahmslos in dem alleinigen Auftreten der Schliessungszuckung bei absteigender Stromesrichtung. Hinsichtlich der Wirkung aufsteigender schwacher Ströme macht sich ein Unterschied bemerkbar gegenüber den früher besprochenen Fällen partieller Abtödtung des Nerven. Denn während dort stets schon bei sehr schwachen aufsteigenden Strömen und bei einer Elektrodenstellung, bei welcher dieselben Ströme absteigend gerichtet nur Schliessungszuckung auslösen, deutliche, den letzteren an Grösse kaum nachstehende Oeffnungszuckungen beobachtet werden, fehlen dieselben nach örtlicher Ammoniakwirkung entweder ganz oder treten nur spurweise im Beginn der Einwirkung oder bei beträchtlicher Verstärkung des Stromes hervor.

Als Pflüger im Jahre 1859 sein Zuckungsgesetz aufstellte, schien es kaum zweifelhaft, dass das Wirksamwerden des Oeffnungsreizes am motorischen Nerven in erster Reihe von der jeweiligen Stromstärke abhänge. Diese Ansicht wurde, wie es scheint, auch von der Mehrzahl

der späteren Arbeiter auf diesem Gebiete angenommen. Als zweiten, hier in Betracht kommenden Factor hatten jedoch, wie erwähnt, bereits Ritter und später Nobili verschiedene „Erregbarkeitszustände" des Nerven kennen gelehrt. Rosenthal und v. Bezold (32) haben sodann in neuerer Zeit ein mit dem Pflüger'schen Zuckungsgesetz völlig übereinstimmendes Zuckungsgesetz des absterbenden Nerven aufgestellt, dem zufolge bei unveränderter (geringer) Stromstärke an derselben Nervenstelle in drei aufeinanderfolgenden Stadien des Absterbens dieselben wechselnden Reizerfolge beobachtet werden, welche dem Pflüger'schen Gesetze entsprechend am frischen Nerven bei schwachen, mittelstarken und starken Strömen auftreten. Die Erklärung dieser Erscheinung schien sich unter Berücksichtigung der von Pflüger aufgestellten theoretischen Gesichtspunkte einfach aus dem Verlauf der Erregbarkeitsveränderungen zu ergeben, welche den herrschenden Anschauungen zufolge die einzelnen Nervenstellen, und zwar früher die central gelegenen als die peripheren, im Verlauf des Absterbens erleiden sollen.

Pflüger hatte sein Gesetz zunächst abgeleitet aus Untersuchungen, welche ausschliesslich an dem vom übrigen Organismus losgetrennten Nerv-Muskelpräparate des Frosches angestellt worden waren, dessen Erregbarkeitsverhältnisse als vom normalen Verhalten nicht wesentlich verschieden betrachtet werden durften. Für dieses Präparat behielt denn auch in der Folge das Pflüger'sche Gesetz ziemlich unbestritten Geltung.

Allein es fehlte nicht an Stimmen, welche die Giltigkeit desselben wenigstens in dem Falle bestritten, wo der gereizte Nerv mit den Centralorganen des lebenden Thieres noch in Zusammenhang steht. Bernard, Schiff und Valentin (33) haben übereinstimmend hervorgehoben, dass man bei elektrischer Reizung undurchschnittener Nerven „eine Muskelverkürzung nur bei dem Schluss, nicht aber bei der Oeffnung der Kette erzeugt, der Strom sei wie er wolle gerichtet", vorausgesetzt, dass er nicht übermässig stark ist. Der letzterwähnte Forscher, welcher dieses Verhalten als dem eigentlichen „Zuckungsgesetz des kräftigen und unveränderten, lebenden Nerven" entsprechend bezeichnet, hatte seine diesbezüglichen Versuche allerdings unter Bedingungen angestellt, welche eine völlig klare Uebersicht der Stromvertheilung nicht gestatteten, indem er die (metallischen) Elektroden in den Oberschenkel des unversehrten Thieres einführte. Indessen verliert dieser Umstand um so mehr an Bedeutung, als bereits Bernard und Schiff auch bei Reizung des blosgelegten, mit dem Centralorgan in Zusammenhang stehenden Nerven von Wirbelthieren aus verschiedenen Klassen zu analogen Resultaten gelangt waren. Es scheint, dass Bernard sich schon der Ansicht zuneigte, die nervösen Centren übten auf die abgehenden Nervenstämme einen eigenartigen Einfluss aus, vermöge dessen ihre normale Erregbarkeit erhalten bleibt, die sie befähigt, nur bei dem Entstehen (nicht allzu starker) Ströme in Erregung zu gerathen. In diesem Sinne glaube ich wenigstens die nachstehende Bemerkung Bernard's auffassen zu dürfen: „Le nerf moteur tire ainsi ses propriétés de la moelle. Il les perd à l'air; mais il peut les reprendre, pourvu qu'il communique encore avec le centre nerveux." Das Experiment, welches als Beweis hiefür dienen soll, dürfte gegenwärtig eine solche Schlussfolgerung kaum mehr rechtfertigen. Es besteht einfach darin, dass ein nur zum Theil freigelegter

Ischiadicus vom Frosch seine normale Erregbarkeit wieder gewinnt, wenn man die betreffende Stelle befeuchtet, nachdem sie vorher durch Austrocknen verändert worden war.

Die Ansicht, dass das Fehlen der Oeffnungszuckung bei Reizung undurchschnittener Nerven mit selbst starken Strömen durch einen von dem Centralorgan ausgehenden, hemmenden Einfluss bedingt werde, hat ihren bestimmtesten Ausdruck in einer neueren Arbeit von Th. Rumpf (33) gefunden. Die Versuche sind zumeist an demselben Präparate angestellt, dessen sich bereits Bernard bedient hatte. Der N. ischiadicus bildete die einzige Verbindung zwischen dem einen Unterschenkel und dem sonst unversehrten Frosche. Aus dem Umstande nun, dass hier „an dem mit dem Centralorgan verbundenen Nerven die Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes bedeutend später (d. i. erst bei stärkeren Strömen) auftritt, als an dem vom Centralorgan getrennten", eine Thatsache, welche noch deutlicher hervortreten soll, wenn das Rückenmark durch äusserliche Application einer Kältemischung abgekühlt wurde, schliesst Rumpf, dass „in dem mit dem Centralorgan verbundenen motorischen Nerven ständige Einwirkungen sich geltend machen, die sich durch Veränderung der elektrischen Erregbarkeit ausdrücken und in dem vom Centralorgan getrennten Nerven jedenfalls nicht nachweisbar sind, „da in diesem Falle die Oeffnungszuckung entweder fast gleichzeitig oder kurz nach der Schliessungszuckung auftrat". Die letztere sollte aber durch die Durchschneidung „nicht modificirt" werden.

Hermann (34) weist endlich auf die Möglichkeit hin, „dass die Oeffnungserregung, welche auf dem Schwinden einer Veränderung des Nerven beruht, durch eine gewisse Resistenz des Nerven gegen tiefere Einwirkungen des Stromes (auf einer ersten Stufe der Erregbarkeit) beeinträchtigt wird".

Es ist bemerkenswerth, dass auch für den vom Centrum getrennten Nerven die Angaben verschiedener Forscher bezüglich des ersten Auftretens der Oeffnungserregung bei Reizung mit schwachen Strömen, also auf der ersten Stufe des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes, durchaus nicht übereinstimmend lauten. Pflüger selbst giebt als Regel an, dass Schliessungszuckung bei beiden Stromesrichtungen der erste Erfolg der Reizung sei, und hiermit befinden sich die Beobachtungen von Bernard, Schiff, v. Bezold und Rosenthal in Uebereinstimmung. Dagegen fand Heidenhain (18) in der Mehrzahl der Fälle Schliessungszuckung bei aufsteigender und Oeffnungszuckung bei absteigender Stromesrichtung als ersten Erfolg der Reizung mit schwächsten Strömen. Bisweilen jedoch beobachtete er ebenfalls nur Schliessungszuckung bei beiden Stromesrichtungen. Aehnliche Angaben liegen vor von Wundt (35).

Die durchaus gesetzmässigen Reizerfolge, welche man bei einer bestimmten Lagerung und Distanz der Elektroden an durchschnittenen oder partiell abgetödteten Nerven wahrnimmt, lassen schon vermuthen, dass die erwähnten Differenzen sich vielleicht durch Verschiedenheiten der Lage der Elektroden an einem vom Centrum getrennten Nerven erklären lassen.

Wie schon früher bemerkt wurde, beobachtet man bei Reizung des Schnittendes eines frisch präparirten Nerven, wenn die eine Elektrode an dem Querschnitt selbst oder eine demselben sehr nahe liegende Stelle des Nerven angelegt wurde, zunächst bei Schliessung der

schwächsten absteigenden Ströme eine Zuckung des Muskels. Bei geringer Verstärkung des Stromes gesellt sich dazu Schliessungszuckung bei aufsteigender und gleichzeitig auch Oeffnungszuckung bei absteigender Stromesrichtung. Beide sind meist ziemlich gleich stark und schwächer als die absteigende Schliessungszuckung bei gleicher Stromstärke. Die aufsteigende Oeffnungszuckung tritt in diesem Falle erst bei sehr viel stärkeren Strömen hervor. Wesentlich verschieden gestalten sich unter sonst gleichen Verhältnissen die Reizerfolge bei schwachen und selbst mittelstarken Strömen, wenn man beide Elektroden an einem nur wenig tiefer gelegenen Abschnitt desselben Nerven anlegt. Dann sieht man ausnahmslos nur Schliessungszuckung bei beiden Stromesrichtungen erfolgen, worauf bereits Rosenthal und Bezold aufmerksam machten.

Man kann mit den Elektroden bis in die unmittelbare Nähe des Muskels herabrücken oder auch mittlere Nervenparthien reizen, solange sich die centralwärts gelegene Reizstelle nur in genügender Entfernung (etwa 1 cm) von dem Querschnitt befindet, erleidet das erwähnte Verhalten keine oder nur in dem Sinne eine Aenderung, dass die an verschiedenen Stellen des Nerven bei gleichbleibendem Abstand der Elektroden und gleicher Stromstärke ausgelösten Schliessungszuckungen verschieden gross ausfallen, entsprechend dem Umstande, dass die Erregbarkeit eines durchschnittenen Nerven nicht nur im Allgemeinen in der Nähe des Schnittes grösser ist, als nach der Peripherie hin, sondern dass bisweilen auch gewisse bevorzugte Punkte in der Continuität vorhanden sind, die durch eine höhere Erregbarkeit sich auszeichnen.

Wenn sich bei absteigender Stromesrichtung die centralwärts gelegene Elektrode in unmittelbarer Nähe des Querschnittes befindet, so beobachtet man bei beliebigem Abstande der andern Elektrode ausnahmslos neben der Schliessungszuckung auch Oeffnungszuckung, und zwar bei sehr geringer, die Grenze der Wirksamkeit nur wenig übersteigender Intensität des Reizstromes; bei aufsteigender Stromesrichtung dagegen muss man die peripher gelegene Elektrode der am Querschnitt befindlichen Kathode bis auf wenige Millimeter nähern, um ausser dem Schliessungsreiz auch den Oeffnungsreiz wirksam zu finden. Die Schliessungszuckung ist dann bei geringer Intensität des Stromes meist sehr klein und fehlt oft ganz; dasselbe gilt nach Wendung des Stromes und der Oeffnungszuckung.

Die Abhängigkeit der Oeffnungserregung von der Nähe des Querschnittes eines Nerven an der Anode tritt besonders deutlich hervor, wenn man, wie Heidenhain (29) zuerst zeigte, die Elektroden irgendwo in der Continuität eines Nerven anlegt und die „centropolare“ Strecke durch Abschneiden so weit verkürzt, bis man mit dem Querschnitt in unmittelbare Nähe der oberen Elektrode gelangt ist. Man sieht dann ebenfalls die Oeffnungszuckung zunächst nur bei absteigender Stromesrichtung auftreten, und erst bei Verkürzung der intrapolaren Strecke, sei es, dass man die untere Elektrode der oberen sehr nahe bringt oder, wie bereits früher erwähnt wurde, den Querschnitt innerhalb der intrapolaren Strecke selbst anlegt und die Schnittenden des Nerven wieder aneinanderlegt, erscheint die Oeffnungszuckung auch bei aufsteigender Stromesrichtung, während zugleich die Schliessungszuckung kleiner wird oder fehlt.

Die nächstliegende Deutung des Wirksamwerdens selbst sehr schwacher Oeffnungsreize in nächster Nähe des Querschnittes eines Nerven scheint sich auf den ersten Blick aus dem Umstande zu ergeben, dass den bekannten Beobachtungen Heidenhain's (29) zufolge durch Anlegen eines Querschnittes sowohl an frischen Nerven wie auch an solchen, deren Erregbarkeit bereits im Sinken begriffen ist, die Anspruchsfähigkeit jeder nicht zu weit entfernten Stelle für den elektrischen Reiz sehr bedeutend gesteigert wird. Es geht dies ohne Weiteres daraus hervor, dass sowohl aufsteigende wie absteigende Ströme, welche nur minimale Reizeffecte bei der Schliessung hervorbringen, wenn sie durch unpolarisirbare Elektroden unteren Nervenparthien zugeführt werden, fast maximale Schliessungszuckungen auslösen, wenn man den Nerven in nicht zu grosser Entfernung von der centralwärts gelegenen Elektrode durchschneidet. In demselben Sinne scheint aber auch auf den ersten Blick das Auftreten der Oeffnungszuckung gedeutet werden zu müssen, indem dieselbe bei geringer Intensität des Reizstromes nur dann beobachtet wird, wenn die Anode in das Bereich der durch den Querschnitt offenbar am stärksten beeinflussten Nervenstrecke fällt.

So sicher nun aber auch die Thatsache steht, dass die Oeffnungserregung schon bei sehr geringer Intensität des Stromes wirksam wird, wenn die Anode in nächster Nähe des an einem Nerven angelegten (mechanischen, chemischen oder thermischen) Querschnittes sich befindet, so wenig dürfte die vorerwähnte, bisher wohl allgemein angenommene Deutung dieser Thatsache genügen. Ich will davon absehen, dass, wie ich mich oft überzeugt habe, die Oeffnungszuckung gerade an solchen Nerv-Muskelpräparaten, welche frisch aus einem kalten Raum in das Arbeitszimmer gebrachten Thieren entnommen werden, und deren Erregbarkeit eine sehr hohe ist, erst bei verhältnissmässig starken Strömen deutlich hervortritt, während umgekehrt an Präparaten minder erregbarer Frösche bisweilen, wenn auch nur selten, bei geringen Stromstärken Oeffnungserregung erfolgt, ohne dass ein Querschnitt angelegt worden wäre, denn der im ersteren Falle regelmässig eintretende Schliessungstetanus verhindert das Erkennen schwächerer Oeffnungswirkungen, die sich dann nur durch eine Verzögerung der Wiederverlängerung des Muskels verrathen konnten.

Entscheidend scheint mir jedoch gegen die ausschliessliche Bedeutung der Erregbarkeitserhöhung für das Hervortreten der Oeffnungszuckung die Thatsache zu sprechen, dass die Durchschneidung eines Nerven in der Nähe der Anode selbst dann das sofortige Auftreten der Oeffnungszuckung zur Folge hat, wenn die Erregbarkeit desselben im Verlaufe des Versuches durch irgendwelche Einflüsse sehr beträchtlich gesunken ist, so dass dieselbe, soweit sich dies nach der Höhe der dann ausgelösten Schliessungszuckungen beurtheilen lässt, auch in der Nähe eines frisch angelegten Querschnittes bei Weitem nicht so gross gefunden wird, als sie der betreffenden Stelle vorher am unversehrten Nerven zukam. Nichtsdestoweniger fehlt bei gleicher Stromstärke die Oeffnungszuckung im Beginn des Versuches vollständig, während sie unmittelbar nach Anlegung des Querschnittes ungeachtet der absolut geringeren Erregbarkeit vorhanden ist.

Sehr instructiv sind in dieser Beziehung besonders Reizversuche an Nerven, welche Präparaten angehören, die mehrere Stunden in einer feuchten Kammer bei Zimmertemperatur aufbewahrt wurden,

und deren Erregbarkeit in Folge dessen bedeutend herabgesetzt erscheint. Unmittelbar nach der Durchschneidung eines solchen Nerven in nächster Nähe der vom Muskel entfernteren Elektrode löst ein absteigend gerichteter schwacher Strom nebst der in ihren Grössenverhältnissen durch den Schnitt nicht wesentlich veränderten Schliessungszuckung auch Oeffnungszuckung aus. Die aufsteigende Schliessungszuckung erscheint dann zwar in der Regel etwas grösser als vorher, erreicht jedoch bei Weitem nicht ihre ursprüngliche Höhe. Es scheint also, dass in der Nähe einer Schnittstelle noch andere Momente ins Spiel kommen, welche unabhängig von der Erregbarkeitssteigerung das Hervortreten der Oeffnungszuckung begünstigen.

Es drängt sich hier die Frage auf, ob überhaupt die Oeffnungserregung des Nerven von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande desselben in ähnlicher Weise abhängig ist, wie dies von der Schliessungserregung als bewiesen gelten darf, ob es mit andern Worten möglich ist, bei Anwendung schwacher Ströme durch künstliche Steigerung der Anspruchsfähigkeit für Schliessungsreize Oeffnungszuckungen auszulösen.

Es könnte scheinen, als sei diese Frage bereits entschieden durch die mehrfach erwähnten Versuche von Rosenthal und v. Bezold (32), indem den Erfahrungen dieser Forscher zufolge die Oeffnungszuckung wegen der im Verlauf des spontanen Absterbens des Nerven angeblich eintretenden Erregbarkeitserhöhung schon bei Reizung mit schwachen Strömen auftreten soll. Indessen scheint dies nur unter gewissen, unten genauer zu erörternden Bedingungen der Fall zu sein. Wenigstens gelang es mir bei Wiederholung der diesbezüglichen Versuche nicht, mich von der regelmässigen Aufeinanderfolge der drei Stadien des sogenannten Zuckungsgesetzes absterbender Nerven bei Reizung einer und derselben Stelle mit gleichbleibenden, schwachen Strömen zu überzeugen, sobald das Präparat durch Einschliessen in einer feuchten Kammer auf das Sorgsamste vor Schädlichkeiten und insbesondere vor Verdunstung geschützt war. Ich habe bereits oben bemerkt, dass unter diesen Umständen auch das von Rosenthal beschriebene primäre Stadium der Erregbarkeitserhöhung am absterbenden Nerven nicht nachweisbar ist, vielmehr ein ganz allmähliches Absinken der Erregbarkeit als Regel betrachtet werden darf. Hierbei ist bemerkenswerth, dass bei unveränderter Lage der Elektroden zunächst immer die Schliessung des aufsteigend gerichteten Stromes unwirksam wird, so dass in einem gewissen Stadium des Absterbens die absteigende Schliessungzuckung den einzigen Reizerfolg schwacher Ströme darstellt. Diese Thatsache würde als mit dem sogenannten Ritter-Valli'schen Gesetze in Uebereinstimmung stehend zu betrachten sein, demzufolge die Erregbarkeit dem Centrum näher gelegener Nervenstellen früher erlöschen soll, als die peripher gelegener Punkte. Es scheint jedoch, dass es sich, wie schon erwähnt, bei jenen Thatsachen, welche zur Aufstellung des erwähnten Gesetzes führten, nicht sowohl um eine ungleiche Abnahme der Erregbarkeit verschiedener Nervenstellen handelt, sondern vielmehr um eine Beeinträchtigung des Leitungsvermögens.

Dagegen ist es eine längst bekannte und leicht zu bestätigende Thatsache, dass die Anspruchsfähigkeit eines Nerven für schwache elektrische Reize durch Wasserverlust ausserordentlich gesteigert wird, und zwar, wie besonders Harless und Birkner (36) gezeigt haben,

schon zu einer Zeit, wo die den sogenannten Vertrocknungstetanus einleitenden spontanen Zuckungen noch vollständig fehlen. Grünhagen und Mommsen (36) wiesen in neuerer Zeit ebenfalls darauf hin, dass „ein Nerv gegen die Wirkung des galvanischen Stromes um so empfindlicher wird, je mehr er vertrocknet, namentlich wenn die bekannten spontanen Zuckungen eintreten". Es war daher von Interesse, zu untersuchen, ob in diesem Falle die Oeffnung eines Kettenstromes von geringer Intensität als zureichender Reiz wirkt. In der That liegt bereits von Harless die Angabe vor, dass nach partiellem Wasserverlust eines Nerven schwache, sowohl auf- wie absteigende Ströme Oeffnungserregung auslösen, und nichts ist leichter, als sich von der Richtigkeit dieser Thatsache durch den einfachen Versuch zu überzeugen, einen über unpolarisirbare Elektroden gebrückten Froschnerven bei nicht zu hoher Zimmertemperatur der allmählichen Verdunstung auszusetzen und von Zeit zu Zeit in nicht zu grossen Zwischenräumen mit auf- oder absteigenden Strömen zu reizen. Es ist zweckmässig, sich bei diesen Versuchen eines Nerv-Muskelpräparates zu bedienen, das mit dem Rückenmark noch in Zusammenhang steht*), um den Einfluss des Querschnittes vollkommen auszuschliessen, obschon man ganz dieselben Resultate auch bei Reizung peripherer Strecken durchschnittener Nerven erhält. Uebrigens kann man im letzteren Falle nach Mommsen's Vorgang die Präparate mit durchschnittenen Nerven vor dem Gebrauche einige Stunden in 0.6% NaCl-Lösung „ausruhen" lassen, wobei die durch den Querschnitt verursachten Erregbarkeitsänderungen sich so ziemlich ausgleichen.

Die erste Wirkung der beginnenden Vertrocknung macht sich bei graphischer Verzeichnung der Muskelcontractionen dadurch bemerkbar, dass die Höhe der ausgelösten Schliessungszuckungen mehr oder weniger beträchtlich zunimmt. In einem späteren Stadium kommt es dann bekanntlich bei Schliessung selbst schwacher Ströme zu tetanischer Verkürzung des Muskels. Alsbald tritt aber neben der Schliessungszuckung auch die Oeffnungszuckung hervor. Bei welcher Stromesrichtung dies zuerst geschieht, hängt nicht sowohl von dieser ab, als vielmehr davon, an welcher Stelle der in das Bereich der beiden Elektroden fallenden Nervenstrecke sich der Einfluss des Wasserverlustes früher und in höherem Maasse geltend macht. Hat man an einen undurchschnittenen Nerven die Elektroden derart angelegt, dass der Plexus sacralis zum grössten Theil in das Bereich der oberen Elektrode fällt, so sieht man fast regelmässig wegen der langsameren Vertrocknung dieses dicksten Nervenabschnittes die Oeffnungszuckung zuerst bei aufsteigender Stromesrichtung hervortreten, während bei Lagerung der Elektroden etwa in der Mitte des Nerven bei beiden Stromesrichtungen meist annähernd gleichzeitig neben der verstärkten Schliessungszuckung auch Oeffnungszuckung erfolgt, wenn nicht etwa absichtlich die eine oder andere Nervenstrecke durch öfteres Benetzen mit 0.6% NaCl-Lösung vor Wasserverlust geschützt wird.

Wenn man sich auf Reizung mit schwachen Strömen beschränkt und jedesmal nur so lange geschlossen lässt, als zur Auslösung deut-

*) Wenn im Folgenden von einem mit dem Centrum noch zusammenhängenden Nerven die Rede ist, so ist dabei immer ein Präparat gemeint, das, einem chloralisirten Frosch entnommen, aus der isolirten Wirbelsäule nach Abtrennung des Schädels, dem N. ischiadicus der einen Seite und dem zugehörigen M. gastrocnemius besteht.

licher Oeffnungserregung nothwendig ist (es genügen in der Regel wenige Secunden), so beobachtet man ganz regelmässig ein mehr oder weniger deutlich verspätetes Eintreten der Oeffnungszuckung, und ausserdem fällt sofort auf, dass die Grösse derselben in hohem Grade von der Schliessungsdauer des Stromes abhängt.

Ist die letztere sehr kurz, so kann die Oeffnungszuckung vollständig fehlen, selbst wenn die Erregbarkeit des Nerven bedeutend gesteigert erscheint, während mit unfehlbarer Sicherheit eine kräftige Zuckung ausgelöst wird, wenn der Strom um Weniges länger geschlossen blieb. Es ist bemerkenswerth, dass auch die Form der Zuckungscurve wesentlich von der Schliessungsdauer des Stromes abhängt, indem alle Uebergänge vorkommen zwischen einer einfachen, in ihrem Verlaufe von der Schliessungszuckung sich nicht unterscheidenden Muskelcontraction und lang anhaltender tetanischer Verkürzung (Ritter'scher Oeffnungstetanus).

Dass in diesem Falle der Oeffnungstetanus, welcher in einem vorgerückteren Stadium der Vertrocknung leicht und schon nach kurzer Schliessung schwacher Ströme auftritt, der Oeffnungszuckung früherer Stadien insoferne als gleichwerthig betrachtet werden darf, als beide einer und derselben später zu erörternden Ursache ihre Entstehung verdanken, geht, abgesehen von dem Vorhandensein der eben erwähnten Uebergangsformen, auch daraus hervor, dass der Oeffnungtetanus ganz ebenso ein verspätetes Eintreten erkennen lässt, wie die anfängliche Oeffnungszuckung.

Der Erste, welcher bezüglich der Oeffnungszuckung auf diesen wichtigen Umstand aufmerksam gemacht hat, war Pflüger (2. p. 75) welcher bei Reizung der tieferen Theile des Ischiadicus von Rana esculenta mit schwachen absteigenden Strömen wiederholt beobachtete, „dass die Oeffnungszuckung dem Augenblick der Oeffnung des absteigenden Stromes um eine sehr lange Zeit nachfolgt, die oft mehrere Secunden beträgt".

Ich habe zwar eine so bedeutende Verzögerung nur in seltenen Fällen und niemals an Nerven gesehen, deren Erregbarkeit durch Wasserverlust gesteigert wurde, gleichwohl kann ich jedoch in Hinblick auf die verhältnissmässig geringe Zahl meiner diesbezüglichen Versuche, sowie die Möglichkeit individueller Verschiedenheiten den Verdacht nicht unterdrücken, dass Pflüger in den erwähnten Fällen Präparate vor sich gehabt hat, welche sich im ersten Stadium der Vertrocknung befanden, da ich sonst niemals die in Rede stehende Erscheinung beobachtet habe, ausser wenn die Erregbarkeit des Nerven künstlich durch gewisse, sofort zu erwähnende Eingriffe über die Norm gesteigert wurde.

Bekanntlich erklärte Eckhardt (37) die Erregungserscheinungen, welche man bei Einwirkung neutraler Alkalisalze und insbesondere des NaCl in Substanz oder in stärkeren Lösungen auf Nerven beobachtet, als bedingt durch Wasserentziehung, und vergleicht dieselben direct mit den die Vertrocknung eines Nerven begleitenden Reizerscheinungen. Und in der That besteht eine grosse Uebereinstimmung in dem Verlauf der Erscheinungen im ersteren wie letzteren Falle, sowohl hinsichtlich der Veränderung der Erregbarkeit im Allgemeinen, wie auch betreffs des Auftretens und Charakters der Oeffnungserregung.

Die Versuche mit NaCl in concentrirter Lösung gewähren zwar einerseits den Vortheil, dass es besser als bei der Vertrocknung gelingt, die Einwirkung auf eine bestimmte Nervenstrecke zu localisiren, allein andererseits haben dieselben wieder den Nachtheil, dass bei elektrischer Reizung eines mit NaCl behandelten Nervenabschnittes die Neigung zu tetanischer Verkürzung des Muskels schon bei den schwächsten Schliessungs- oder Oeffnungsreizen bei weitem ausgesprochener ist, als im Verlaufe der Vertrocknung, so dass man fast immer nur Oeffnungstetanus und nur selten Oeffnungszuckungen auszulösen im Stande ist.

Da ausserdem bei Behandlung der Nerven mit NaCl in seiner ganzen Ausdehnung der alsbald auftretende, von der Stromesrichtung (so lange es sich, wie hier durchwegs, um schwache Ströme handelt) unabhängige Schliessungstetanus das Erkennen der Erregungserscheinungen bei Oeffnung des Stromes vielfach beeinträchtigen würde, so thut man gut, die Einwirkung des NaCl so viel als thunlich auf das Gebiet der Anode zu beschränken.

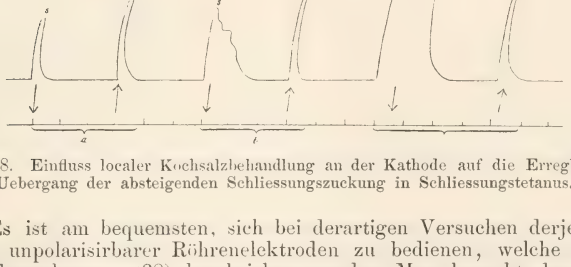


Fig. 188. Einfluss localer Kochsalzbehandlung an der Kathode auf die Erregbarkeit. Uebergang der absteigenden Schliessungszuckung in Schliessungstetanus.

Es ist am bequemsten, sich bei derartigen Versuchen derjenigen Form unpolarisirbarer Röhrenelektroden zu bedienen, welche zuerst von Engelmann (38) beschrieben wurde. Man braucht dann nur ein kleines, mit der betreffenden Salzlösung getränktes Baumwollbäuschchen auf die eine oder andere Elektrode zu legen, so dass eine etwa der Breite der Glasröhrchen entsprechende Nervenstrecke davon bedeckt ist. Das ganze Präparat nebst den Elektroden bringt man zweckmässig in eine feuchte Kammer, um bei längerer Dauer des Versuches das Austrocknen der frei liegenden Nervenabschnitte zu verhüten. Der Muskel steht vermittels eines um eine Rolle gehenden Fadens mit einem ausserhalb der Kammer befindlichen Schreibstift in Verbindung, welcher die Gestaltveränderungen auf dem mit wechselnder Geschwindigkeit rotirenden Cylinder eines Kymographions zu verzeichnen gestattet. Bei Reizung mit schwachen Strömen beobachtet man schon nach wenigen Minuten eine deutliche Zunahme des Schliessungsreizerfolges, wenn der Austritt des Stromes in der mit dem NaCl behandelten Nervenstrecke erfolgt. Die Zuckungen werden aber bald tetanisch, und nach kurzer Zeit kommt es bei jeder Schliessung des Stromes in der angedeuteten Richtung zu einem kräftigen Tetanus (Fig. 188), der anfangs bei der Oeffnung wieder vollständig verschwindet, in späteren Stadien der NaCl-Wirkung jedoch dauernd wird, womit natürlich allen weiteren Beobachtungen ein Ziel gesetzt ist. Zu einer

Zeit, wo nach Application von NaCl auf die dem Muskel näher gelegene Elektrode ein absteigend gerichteter schwacher Strom bereits kräftigen Schliessungstetanus auslöst, beobachtet man in der Regel bei Schliessung desselben Stromes in umgekehrter Richtung nur eine einfache Zuckung, deren Verlauf und Grösse sich nicht von jenen Schliessungszuckungen unterscheidet, welche unter denselben Versuchsbedingungen vor der localen NaCl-Behandlung ausgelöst wurden. Es dürfte dieser Umstand insoferne nicht ohne Interesse sein, als er zu beweisen scheint, dass es für die Grösse des Enderfolges der Reizung einer Nervenstelle gleichgiltig ist, wenn die ausgelöste „Reizwelle" eine Nervenstrecke durchläuft, welche sich im Zustande erhöhter Erregbarkeit befindet.

Die Oeffnung schwacher, aufsteigender Ströme bleibt nach localer NaCl-Behandlung an der Anode in der Regel noch ohne Erfolg, wenn nach Wendung des Stromes die Schliessung bereits kräftigen Tetanus auslöst. Man muss dann entweder den aufsteigenden Strom etwas

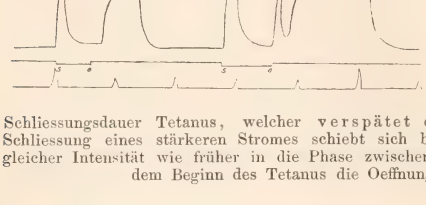


Fig. 189. Nerv-Muskelpräparat vom Frosch. Reizung in der Mitte der Länge des Nerven. Aufsteigende Stromesrichtung. 3 Min. nach Auflegen eines mit concentrirter NaCl-Lösung getränkten Bauwollbäuschchens auf die Anode bewirkt Oeffnung eines schwachen Kettenstromes schon nach kurzer Schliessungsdauer Tetanus, welcher verspätet eintritt (*II*). Nach einmaliger Schliessung eines stärkeren Stromes schiebt sich bei Oeffnung eines Stromes von gleicher Intensität wie früher in die Phase zwischen dem Moment der Oeffnung und dem Beginn des Tetanus die Oeffnungszuckung *I* ein.

verstärken oder die Schliessungsdauer entsprechend vergrössern, um wirksame (meist tetanische) Oeffnungserregung zu erzielen. Beides erscheint überflüssig in einem etwas vorgerückteren Stadium der örtlichen NaCl-Wirkung. Dann dauert es aber auch in der Regel nicht lange, bis der Muskel in Unruhe geräth, an welche sich unmittelbar der bekannte Kochsalztetanus anschliesst und weitere Reizversuche unmöglich macht, wenn man nicht vorher nach Entfernung des Baumwollbausches die betreffende Nervenstelle durch Auswaschen mit 0,5 % NaCl-Lösung in den Zustand zurückversetzt, in welchem sie zwar noch eine gesteigerte Erregbarkeit erkennen lässt, ohne dass jedoch spontane Erregungserscheinungen ausgelöst werden.

Im Uebrigen entspricht der Charakter der nach NaCl-Behandlung zu beobachtenden Oeffnungswirkungen fast vollkommen dem Verhalten der analogen, oben geschilderten Erscheinungrn am vertrocknenden Nerven, und ist insbesondere das verspätete Eintreten der Oeffnungscontraction, sowie deren Abhängigkeit von der Schliessungsdauer des Stromes in den meisten Fällen sehr deutlich wahrnehmbar (Fig. 189). Ich brauche mich daher auch unter Hinweis auf die beigegebenen Curven nicht weiter bei der Beschreibung der hierher gehörigen Thatsachen aufzuhalten, gehe vielmehr sofort zur Besprechung der besonders interessanten Wirkungsweise des Alkohols in hohen Verdünnungsgraden über.

Mommsen zeigte in der oben erwähnten Arbeit, dass die Erregbarkeit motorischer Nerven durch Application einer schwach alkoholhaltigen (1—2 Volum %) NaCl-Lösung erheblich zunimmt, welche Steigerung erst nach lange dauernder Einwirkung einer Abnahme der Erregbarkeit bis zur völligen Unerregbarkeit Platz macht. Selbst dann ist aber noch eine Restitution durch Auswaschen mit 0,6 % NaCl-Lösung möglich.

Wenn man den Ischiadicus eines Nerv-Muskelpräparates vom Frosche in seiner ganzen Ausdehnung mit alkoholischer NaCl-Lösung behandelt und von Minute zu Minute mit einem schwachen aufsteigenden oder absteigenden Kettenstrom reizt, so bemerkt man wieder zunächst eine sehr bedeutende Zunahme der Höhe der Schliessungszuckungen, ohne dass dieselben jedoch tetanisch würden. Fast gleichzeitig (gewöhnlich schon nach 2—4 Minuten) erfolgt aber auch bei Oeffnung des Stromes eine, meist sehr verspätet eintretende Muskelzuckung, vorausgesetzt, dass die Schliessungsdauer nicht allzu kurz war (Fig. 190).

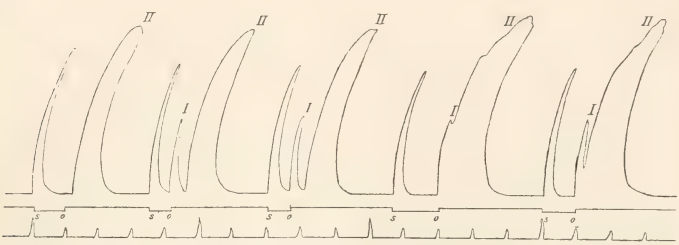


Fig. 190. Nerv-Muskelpräparat vom Frosch. Reizung in der Mitte der Nervenlänge. Aufsteigende Stromesrichtung. Nach 30 Sec. langem Eintauchen des Nerven in alkoholische Kochsalzlösung (10 Vol. %) löst der Strom nebst der Schliessungszuckung verspätete Oeffnungszuckung (*II*) aus, welcher nach längerer Alkoholwirkung die Oeffnungszuckung *I* vorangeht, die je nach der Schliessungsdauer isolirt oder mit Oeffnungszuckung *II* theilweise oder ganz verschmolzen auftritt.

Wie lange aber ein Strom unter den gegebenen Bedingungen geschlossen bleiben muss, um bei der Oeffnung erregend zu wirken, hängt natürlich, abgesehen von der Intensität desselben, auch von dem Grade der Alkoholwirkung ab, also einerseits von der Stärke der angewendeten Lösung, andererseits von der Dauer der Einwirkung derselben.

Im Allgemeinen erfolgt das Ansteigen der Erregbarkeit eines Nerven bei Behandlung mit einer nicht zu schwach alkoholischen Kochsalzlösung ziemlich rasch und tritt dann dementsprechend auch die Oeffnungszuckung selbst bei Anwendung schwacher Ströme sehr bald und schon nach kurzer Schliessungsdauer auf. Zu bemerken wäre noch, dass die Oeffnung aufsteigend gerichteter Ströme in der Regel etwas früher erregend wirkt, als die absteigender, was wohl mit dem Auftreten der sogenannten „negativen Modification" des Katelektrotonus im letzteren Falle zusammenhängen dürfte.

Da es bei Alkoholbehandlung des Nerven niemals zu spontanem Tetanus kommt und, wie auch Mommsen hervorhebt, vereinzelte

Muskelzuckungen nur bei Anwendung stark alkoholhaltiger Salzlösung (bis zu 20% Vol.) bisweilen eintreten, so ist es hier, wie in keinem anderen mir bekannten Falle möglich, die Abhängigkeit der Oeffnungserregung von dem Erregbarkeitszustande des Nerven, sowie deren besondere Eigenschaften mit Bequemlichkeit zu untersuchen, zumal die Steigerung der Erregbarkeit lange Zeit hindurch gleichmässig anhält.

Als charakteristische Eigenthümlichkeiten der Oeffnungserregung, welche bei künstlich gesteigerter Erregbarkeit eines Nerven durch schwache Kettenströme ausgelöst werden kann, wurde bereits in zwei Fällen erstlich das mehr oder weniger ausgesprochene, immer aber merkliche, verspätete Eintreten der Muskelverkürzung constatirt, und zweitens die Abhängigkeit der Grösse und Form der Zuckungscurve von der Schliessungsdauer des Stromes.

Beides tritt in ausserordentlich klarer und überzeugender Weise hervor bei graphischer Verzeichnung der Oeffnungszuckungen, welche bei Einwirkung schwacher Ströme auf alkoholisirte Nerven ausgelöst

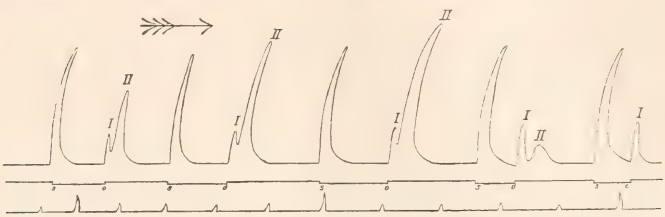


Fig. 191. Alkoholbehandlung des Nerven. Versuchsverfahren wie bei Fig. 190. Einfluss der Schliessungsdauer auf die Höhe der Oeffnungszuckung *II*. Oeffnungszuckung *I* zeigt sich davon ganz unabhängig.

werden. Was zunächst die Verspätung anbelangt, so ist zu erwähnen, dass dieselbe innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt.

Bisweilen nur eben merklich, kann die Verzögerung des Beginns der Muskelverkürzung in anderen Fällen mehrere Secunden betragen. Als bestimmende Momente kommen hier vor allem in Betracht die Schliessungsdauer und Intensität des Stromes, mit deren Zunahme die Grösse der „Latenzzeit" im Allgemeinen abnimmt.

In gleichem Sinne wird das „Latenzstadium der Oeffnungserregung" bei Reizung alkoholisirter Nerven auch durch den Grad der Erregbarkeitssteigerung beeinflusst, so dass dasselbe im Beginn einer Versuchsreihe gewöhnlich merklich grösser erscheint, als im Verlaufe derselben, wenn auch hier vielleicht der Einfluss der in kurzen Pausen sich folgenden Einzelreize (bei durchwegs gleicher Schliessungsdauer) von grösserer Bedeutung ist, zumal bereits Pflüger darauf hinweist, „dass das Phänomen (der Verspätung) nach mehrmals wiederholtem Schliessen sich änderte, indem die Oeffnungszuckung dann immer schneller und schneller der Oeffnung folgte, bis endlich kein Intervall mehr zu bemerken war".

Ein Blick auf die mit II bezeichneten Oeffnungszuckungscurven der Fig. 191 lässt sofort auch die höchst auffallende Abhängigkeit der Oeffnungserregung von der Schliessungsdauer des Reizstromes unter

den gegebenen Versuchsbedingungen erkennen und zeigt, wie verhältnissmässig geringfügige Aenderungen der letzteren genügen, um die erstere entweder vollkommen zu unterdrücken oder umgekehrt maximale Zuckungen auszulösen. Soweit stimmen die Ergebnisse der elektrischen Reizung alkoholisirter Nerven und solcher, deren Anspruchsfähigkeit durch partiellen Wasserverlust oder Kochsalzbehandlung erhöht wurde, fast vollkommen überein; dagegen macht sich ein, allerdings nur unwesentlicher, Unterschied bemerkbar hinsichtlich des vorwiegenden Charakters der Zuckungscurve (Fig. 192 *II*). Während nämlich am vertrocknenden Nerven die Auslösung einfacher Oeffnungszuckungen in einem gewissen, dem Auftreten spontaner Erregungserscheinungen unmittelbar vorausgehenden Stadium selbst bei Anwendung sehr schwacher Ströme nicht mehr gelingt, und es dann immer nur zu tetanischer Contraction des Muskels (Ritter'scher Oeffnungstetanus) kommt, was in noch höherem Maasse bei Kochsalzbehandlung eines Nerven gilt, bedarf es umgekehrt ziemlich andauernder Durchströmung bei nicht zu geringer Intensität des Stromes, um nach Alkoholbehandlung des Nerven einen ausgesprochenen Oeffnungstetanus zu erzielen. Meist kommt es

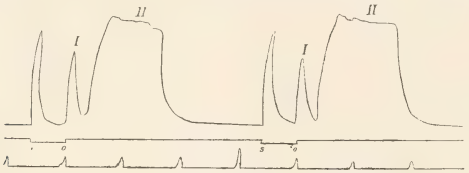


Fig. 192. Nerv-Muskelpräparat vom Frosch. Aufsteigende Stromesrichtung, im Uebrigen gleiche Versuchsanordnung wie in den vorhergehenden Figuren. Einfluss beginnender Vertrocknung auf den Reizerfolg bei Oeffnung eines mittelstarken Kettenstromes: Oeffnungszuckung *I* tritt als Vorschlag zu dem verspäteten Oeffnungstetanus *II* auf.

nach etwas längerer Schliessungsdauer nur zu gedehnt verlaufenden Zuckungen, die als Uebergangsformen zwischen einer einfachen Oeffnungszuckung und andauernder tetanischer Verkürzung des Muskels betrachtet werden müssen.

Hiermit steht in Uebereinstimmung, dass auch das Auftreten des Schliessungstetanus bei schwacher elektrischer Reizung alkoholisirter Nerven als Ausnahme betrachtet werden muss, obschon die Curven, sowohl der Schliessungs- wie auch der Oeffnungszuckungen sich durch den meist abgerundeten Gipfel von solchen unterscheiden, welche bei Erregung normaler Nerven durch Momentanreize (einzelne Inductionsschläge) oder auch durch Schliessung eines Kettenstromes erhalten werden.

Aus den vorstehend beschriebenen Versuchen geht nun mit aller Sicherheit hervor, dass, während es am normalen, unversehrten Nerven niemals gelingt, durch schwächere Ströme Oeffnungserregung auszulösen, dies allerdings möglich ist, wenn die Erregbarkeit desselben künstlich gesteigert wird, und es würde daher von dieser Seite die Annahme durchaus berechtigt erscheinen, dass auch das Auftreten der Oeffnungszuckung nach Anlegung eines Querschnittes am Nerven als Folge der dadurch bedingten Erregbarkeitserhöhung zu betrachten sei.

Ausser den schon früher angeführten und, wie mir scheint, triftigen Gegengründen ergiebt jedoch schon die einfache Vergleichung der in beiden Fällen zu beobachtenden Oeffnungsreizerfolge, dass nicht nur keine Uebereinstimmung der wesentlichsten Eigenschaften derselben besteht, wie es doch wohl der Fall sein müsste, wenn der Oeffnungserregung in beiden Fällen die gleiche Ursache zu Grunde liegen würde, sondern es drängt sich bei genauerer Untersuchung der betreffenden Erscheinungen mehr und mehr die Ueberzeugung auf, dass es sich hier um zwei von einander streng zu sondernde Wirkungen des elektrischen Stromes handelt, verschieden nicht nur hinsichtlich der Bedingungen ihres Eintretens, sondern auch in der Art und Weise, wie sie sich am Muskel äussern.

Als charakteristische Eigenthümlichkeiten der Oeffnungszuckungen, welche bei Einwirkung schwächerer Ströme auf Nerven ausgelöst werden, deren Erregbarkeit beträchtlich gesteigert wurde, macht sich den oben mitgetheilten Erfahrungen zufolge vor allem das verspätete Eintreten derselben, sowie deren Abhängigkeit von der Schliessungsdauer bemerkbar, und sie unterscheiden sich in dieser Beziehung wesentlich von jenen Oeffnungszuckungen, welche unter sonst gleichen Versuchsbedingungen in nächster Nähe eines Querschnittes an sonst normalen Nerven ausgelöst werden. An der Curve dieser letzteren lässt sich ohne Zuhilfenahme feinerer, zeitmessender Untersuchungsmethoden niemals ein merkliches Intervall zwischen dem Moment der Oeffnung des Stromes und dem Beginn der Muskelverkürzung wahrnehmen; auch verläuft die Curve viel steiler und zeigt stets einen spitzen Gipfel, ohne jemals an Höhe den Oeffnungszuckungen gleich zu kommen, welche in Folge künstlich gesteigerter Erregbarkeit des Nerven ausgelöst werden können. Besonders ist es aber bemerkenswerth, dass die Schliessungsdauer des Reizstromes nur innerhalb sehr enger Grenzen die Grösse und in keiner Weise den Charakter der „Querschnitts-Oeffnungszuckungen", wie ich dieselben kurz bezeichnen will, zu beeinflussen vermag; denn niemals sieht man die Curven derselben einen gedehnteren Verlauf annehmen oder gar tetanisch werden, selbst wenn ein ziemlich starker Strom in absteigender Richtung beliebig lange das Schnittende eines vor Verdunstung geschützten Nerven durchfliesst.

Diese Momente dürften vielleicht allein schon genügen, um die Annahme einer doppelten, in Ursache und Erscheinungsweise verschiedenen Oeffnungserregung nicht ganz unberechtigt erscheinen zu lassen; indessen lassen sich hierfür noch weitere und, wie ich glaube, zwingende Gründe beibringen.

Ich muss hier zunächst auf die Thatsache aufmerksam machen, dass Oeffnungszuckungen von genau demselben Charakter, wie in der Nähe eines Querschnittes, auch am unverletzten Nerven, also unabhängig von dem Einfluss des Schnittes unter gewissen Bedingungen durch selbst sehr schwache Ströme ausgelöst werden können. Merkwürdigerweise ist es aber nicht sowohl eine erhöhte, als vielmehr eine bedeutend verminderte Erregbarkeit des Nerven, welche dann das Auftreten derselben zu begünstigen scheint.

Wenn man in der eben besprochenen Weise den N. ischiadicus vom Frosche mit nicht zu schwacher alkoholischer Kochsalzlösung

(etwa 10 Vol. %) behandelt und von Minute zu Minute mit einem auf- oder absteigend gerichteten Kettenstrom von geringer Intensität reizt (es empfiehlt sich im Allgemeinen die aufsteigende Stromesrichtung deshalb mehr, weil sich bei derselben die Wirkung der Anode ganz ungestört zu entfalten vermag), so bemerkt man bald neben der, anfangs allein vorhandenen, bereits ausführlich besprochenen, verspäteten Oeffnungszuckung eine zweite, welche sich, im Momente der Oeffnung beginnend, in die Pause zwischen diesem und dem Beginn der verspäteten Muskelzuckung einschiebt und so gewissermaassen einen Vorschlag derselben bildet (Fig. 190, 191 *I*). Ob dieser Vorschlag als völlig gesonderte Zuckung hervortritt, indem der Muskel vollständig wieder erschlafft, bevor die verspätete Zuckung (Oeffnungszuckung II) beginnt, oder mit dieser theilweise oder ganz verschmilzt, hängt natürlich von der Grösse des Zeitintervalls zwischen dem Moment der Oeffnung und dem Beginn der Oeffnungszuckung II und daher wesentlich von der Schliessungsdauer des Stromes ab.

In Folge der fortschreitenden Alkoholwirkung sinkt allmälig die Anspruchsfähigkeit des Nerven, und dem entsprechend nimmt die Höhe

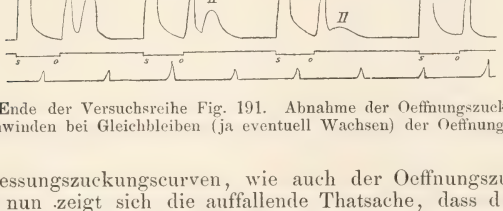


Fig. 193. Ende der Versuchsreihe Fig. 191. Abnahme der Oeffnungszuckung *II* bis zum Verschwinden bei Gleichbleiben (ja eventuell Wachsen) der Oeffnungszuckung *I*.

der Schliessungszuckungscurven, wie auch der Oeffnungszuckung II ab, und nun zeigt sich die auffallende Thatsache, dass die erste Oeffnungszuckung (Oeffnungszuckung I) ihren grössten Werth erst dann erreicht, wenn die Erregbarkeit schon beträchtlich abgenommen hat. Wenig später fehlt die Oeffnungszuckung II vollständig und tritt auch bei beliebig langer Schliessungsdauer nicht mehr hervor, gleichwohl bleibt dann die Oeffnungszuckung neben der in ihrer Grösse beträchtlich reducirten Schliessungszuckung bestehen, welcher sie meist gleichkommt, dieselbe unter Umständen sogar übertrifft (Fig. 193). Bringt man um diese Zeit das ganze Präparat in eine reichliche Menge 0,6 % NaCl-Lösung, so gelingt es leicht, die normalen Erregbarkeitsverhältnisse des Nerven vollständig wieder herzustellen, so dass an jeder beliebigen Stelle eine Schliessungszuckung den einzigen Reizerfolg nicht zu starker aufsteigend oder absteigend gerichteter Ströme darstellt. Man kann dann bei abermaliger Behandlung mit verdünntem Alkohol dieselbe Reihenfolge der Erscheinungen auch ein zweites Mal, unter Umständen sogar noch ein drittes Mal beobachten.

Die Behandlung eines Nerven mit alkoholischer Kochsalzlösung gewährt den grossen Vortheil, dass man dabei, ohne die sonstigen

Versuchsbedingungen irgendwie zu ändern, an einem und demselben Präparate die Art und Weise, wie sich die Reizerfolge bei Oeffnung des Stromes im Verlaufe der Einwirkung ändern, genau zu verfolgen und so den direkten Beweis zu liefern vermag, dass die beiden in Rede stehenden Zuckungsformen gleichzeitig neben einander zu bestehen vermögen, und daher als von einander verschiedene Wirkungen des Stromes aufgefasst werden müssen. Dies lässt sich mit gleicher Sicherheit weder aus der alleinigen Untersuchung der Oeffnungsreizerfolge vertrocknender oder mit Kochsalz behandelter Nerven erschliessen, da der bald eintretende spontane Tetanus länger dauernde Beobachtungen verhindert, noch würden die sofort zu besprechenden Fälle ausschlaggebend sein, wo nur die Oeffnungszuckung I zum Vorschein kommt, da die anfängliche Erregbarkeitserhöhung entweder vollständig fehlt, oder doch zu wenig ausgesprochen ist.

Ranke (39) gibt an, dass „durch die Kalisalzwirkung die Erregbarkeit der Nerven primär erhöht wird. Erst in der Folge und bei stärkerer Kaliwirkung tritt die Herabsetzung der Erregbarkeit und der Nerventod ein". Er rechnet daher die neutralen Kalisalze zu den „Ermüdungsstoffen" des Nerven, indem er als charakteristisch für die „Nervenermüdung" überhaupt angibt, dass sie „zwei verschiedene Stadien erkennen lässt: das primäre Stadium ist eine Erhöhung, das secundäre eine Verminderung der Erregbarkeit", die schliesslich in den Nerventod übergeht.

Diesen Erfahrungen zufolge wäre demnach die Aufeinanderfolge der Erregbarkeitsänderungen in den verschiedenen Stadien der Kalisalzwirkung ganz dieselbe, wie bei Einwirkung alkoholischer Kochsalzlösung, und wäre daher auch ein analoges Verhalten gegenüber schwachen Oeffnungsreizen zu erwarten. Aus den im Folgenden mitzutheilenden Beobachtungen geht jedoch hervor, dass sich diese Erwartungen nur zum Theil erfüllen.

Wenn man den vom Centralorgan getrennten Nerven eines Nerv-Muskelpräparates seiner ganzen Länge nach in eine stark verdünnte (1 %) Lösung von KNO_3 taucht, so beobachtet man schon nach kurzer Zeit (5—10 Min.) eine höchst charakteristische Veränderung der Reaction des Muskels bei Reizung des Nerven mit schwachen Kettenströmen, derart, dass eine Oeffnungszuckung (vom Charakter der Oeffnungszuckung I) nicht nur, wie vorher, ausschliesslich bei absteigender Stromesrichtung auftritt, sobald sich die Anode in nächster Nähe des Querschnittes befindet, sondern unabhängig von der Lage und dem Abstand der Elektroden bei absteigender wie auch bei aufsteigender Richtung des Reizstromes ausgelöst wird, ohne dass sich zu dieser Zeit eine irgend beträchtliche Steigerung der Anspruchsfähigkeit für Schliessungsreize nachweisen liesse. In den meisten Fällen findet man sogar die Höhe der Schliessungszuckungen geringer als vor Beginn der Kaliwirkung. Ganz gleiche Resultate ergibt auch die Behandlung undurchschnittener, mit dem Rückenmark noch zusammenhängender Nerven mit KNO_3 in 1 % Lösung (Fig. 194).

Wenn man dann von Zeit zu Zeit verschiedene Stellen des Nerven bei gleichbleibender Distanz der Elektroden (etwa 1—2 Ctm.) mit schwachen Strömen reizt, so findet man zumeist, dass in der dem Plexus entsprechenden Nervenstrecke der Oeffnungsreiz früher wirksam wird, als an tiefer gelegenen Nervenpartieen. Da die Salzlösung offenbar an jenen Stellen früher ihre Wirkung entfalten wird, wo die

Fasermasse des Nerven noch in einzelne Bündel zerspalten ist, als tiefer unten nach ihrer Vereinigung zu einem einzigen Stamme, dürfte sich im Verein mit der an sich grösseren Empfindlichkeit centraler Nervenstrecken gegen Schädigungen (Efron, Clara Halperson) das eben erwähnte Verhalten leicht erklären. Wenn man nur den unterhalb des Plexus gelegenen Nervenabschnitt bis etwa in die Nähe der untersten Theilungsstelle mit KNO_3 behandelt, indem man denselben zwischen zwei mit der Salzlösung getränkten Papierbäuschen einbettet, so kann man bei einer und derselben Stromstärke an allen Stellen der betreffenden Nervenstrecke gleichzeitig gleichstarke Oeffnungszuckungen auslösen. Legt man aber an einem derartig vorbereiteten Präparate die Elektroden bei geringem Abstand an den Plexus selbst, so beobachtet man entweder nur Schliessungszuckung bei beiden Stromesrichtungen, wenn der Zusammenhang mit dem Rückenmark noch besteht, andernfalls dagegen wegen der Nähe des Querschnittes Schliessungszuckung und Oeffnungszuckung bei absteigender Stromesrichtung.

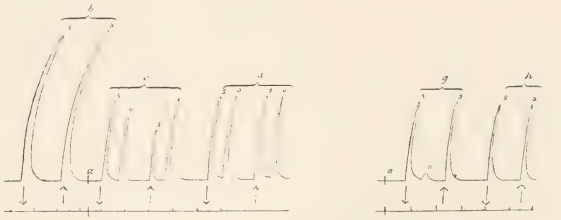


Fig. 194. Nerv-Muskelpräparat vom Frosch. Ein schwacher aufsteigend oder absteigend gerichteter Strom löst bei beliebiger Lage der Elektroden nur Schliessungszuckung aus (*b*). Nach 5 Min. dauerndem Eintauchen des Nerven in 1 % KNO_3-Lösung erscheint die Erregbarkeit herabgesetzt. Gleichwohl löst derselbe Strom an allen Punkten der veränderten Nervenstrecke auch Oeffnungszuckungen von gleicher Höhe wie die Schliessungszuckungen aus (*c*, *d*). Durch Auslaugen mit physiologischer Kochsalzlösung (15 Min.) lässt sich die Oeffnungszuckung wieder beseitigen (*g*, *h*).

Wenn sich die Einwirkung der Kalisalpeterlösung nicht bis in die unmittelbare Nähe des Muskels erstreckt, sondern daselbst ein etwa 2 cm langer Nervenabschnitt derselben entzogen bleibt, so kann man sich sehr schön davon überzeugen, wie bei allmäligem Vorrücken der in gleichem Abstand (1 cm) erhaltenen Elektroden vom Centrum nach der Peripherie die Oeffnungszuckung bei aufsteigender Stromesrichtung immer kleiner wird, je näher man an die normal gebliebene Nervenstrecke herankommt, und ein je grösserer Theil derselben daher in das Bereich der Anode fällt, um schliesslich ganz zu verschwinden, während die Höhe der Schliessungszuckungscurve unverändert bleibt oder sogar merklich zunimmt. Das Gleiche gilt auch für den absteigenden Strom, nur muss man in diesem Falle die Elektroden dem Muskel noch mehr nähern, um die Oeffnungszuckung ganz zum Verschwinden zu bringen, da dann zunächst die Kathode und später erst die Anode in das Bereich des normal gebliebenen Nervenabschnittes fällt. Die Höhe der Schliessungszuckung nimmt dann immer bedeutend zu, was wieder darauf hinweist, dass die An-

spruchsfähigkeit für Schliessungsreize an normalen Nervenstellen in der Regel grösser ist, als an solchen, welche durch die Einwirkung von Kalisalzen verändert wurden, ohne dass im ersteren Falle Oeffnungszuckung ausgelöst wird, die im letzteren niemals fehlt.

Wenn man in einem nicht allzu vorgerückten Stadium der KNO_3-Wirkung den Nerven, dessen Reizung mit schwachen Kettenströmen an allen Punkten etwa gleich starke Schliessungszuckung und Oeffnungszuckung auslöst, in eine genügend grosse Menge 0,6% NaCl-Lösung taucht, so bemerkt man bald, dass, während die Grösse der Schliessungszuckungen zunächst unverändert bleibt, die Höhe der Oeffnungszuckungen mehr und mehr abnimmt, je länger das Auslaugen fortgesetzt wird, und schliesslich bleiben dieselben nach etwa 10—15 Minuten bei gleicher Stromstärke wie vorher, ja selbst bei Anwendung viel stärkerer Ströme gänzlich aus, so dass die Schliessungszuckung, wie vor Beginn des Versuches, den einzigen Reizerfolg bei beiden Stromesrichtungen darstellt (Fig. 194 *g h*).

Wie schon oben erwähnt wurde, stimmen die Oeffnungszuckungen, welche im Verlaufe der Kalisalzwirkung durch schwache Ströme ausgelöst werden können, hinsichtlich ihres Charakters vollkommen mit jenen überein, die unter dem Einfluss der Alkoholwirkung als Vorschlag der anfangs allein vorhandenen verspäteten Oeffnungszuckung II beobachtet werden. Zuckungen, welche als Analoga dieser letzteren aufgefasst werden dürften, fehlen dagegen am Kalinerven vollständig.

Es schien von vorneherein nicht unwahrscheinlich zu sein, dass es durch Behandlung kleinerer Nervenstrecken mit KNO_3 auch gelingen würde, ganz local jene Bedingungen herzustellen, welche das Auftreten „primärer Oeffnungszuckungen“ (Oeffnungszuckung I) in so hohem Grade zu begünstigen scheinen, und daher schwachen aufsteigenden oder absteigenden Strömen, bei einer bestimmten Lage der Elektroden, die Fähigkeit zu ertheilen, wirksame Oeffnungserregung auszulösen.

Wenn man sich derselben Versuchsanordnung bedient, welche oben bei Besprechung der örtlichen Behandlung des Nerven mit concentrirter Kochsalzlösung erwähnt wurde und zur Reizung Ströme von geringer Intensität verwendet, so beobachtet man einige Zeit nach dem Auflegen des mit 1% KNO_3-Lösung getränkten Baumwollbäuschchens auf die eine oder andere Elektrode ein verschiedenes Verhalten, je nachdem der Nerv im Bereich der dem Muskel oder dem Centrum näher gelegenen Elektrode der Einwirkung der Kalisalzlösung ausgesetzt wurde. In beiden Fällen bleibt die Grösse der Schliessungszuckung während der ersten Minuten unverändert, wie man sich leicht bei graphischer Verzeichnung derselben überzeugen kann. In der Folge tritt dann aber zumeist ein Unterschied in der Höhe der Schliessungszuckung bei auf- und absteigenden Strömen hervor und zwar stets zu Gunsten derjenigen Stromesrichtung, bei welcher die Kathode die normal gebliebene Nervenstelle berührt. Doch kommt es auch vor, dass nach einer 10 Minuten und länger dauernden örtlichen Behandlung des Nerven mit 1% KNO_3-Lösung die Anspruchsfähigkeit der betreffenden Stelle (für Schliessungsreize) noch kaum merklich vermindert erscheint. Dagegen entwickelt sich ausnahmslos während dieser Zeit eine auffallend gesteigerte Empfindlichkeit der mit KNO_3 behandelten Nervenstrecke für selbst sehr schwache Oeffnungsreize, sei es nun,

dass der Nerv vom Centralorgan getrennt ist oder mit demselben noch zusammenhängt.

Je nach der Lage des Baumwollbausches auf der dem Muskel näheren oder davon entfernteren Elektrode, tritt dann entweder bei aufsteigender oder bei absteigender Stromesrichtung zu der bereits vorhandenen Schliessungszuckung auch die Oeffnungszuckung hinzu und erreicht gewöhnlich bald dieselbe Grösse wie jene.

Ich brauche kaum besonders hervorzuheben, dass es auch in diesem Falle gelingt, die örtlich veränderte Anspruchsfähigkeit des Nerven für den Oeffnungsreiz durch Auswaschen mit 0.6% NaCl-Lösung wieder zu beseitigen.

Aber nicht nur gewisse, künstlich erzeugte chemische Veränderungen der Nervensubstanz, welche mit einer beträchtlichen Herabsetzung der Erregbarkeit verbunden sein können und in besonders hohem Grade durch Kalisalze hervorgebracht werden, begünstigen die Auslösung „primärer Oeffnungszuckungen", sondern es scheint, dass auch der elektrische Strom selbst an den Eintrittsstellen ähnliche Veränderungen des Nerven zu erzeugen vermag.

Der Satz, dass bei elektrischer Reizung normaler unversehrter Nerven unbhängig von der jeweiligen Stromesrichtung nur Schliessungszuckungen des Muskels ausgelöst werden, gilt, wie schon erwähnt, im Allgemeinen nur für schwache und mittelstarke Ströme. Bei meinen Versuchen beobachtete ich fast ausnahmslos wirksame Oeffnungserregung bei Anwendung eines Daniell'schen Elementes nach Einschaltung einer Widerstandseinheit des Du Bois'schen Rheochords, sowohl vor als nach der Trennung vom Centralorgan (im letzteren Falle an vom Querschnitt genügend entfernter Nervenstelle).

Es stellte sich jedoch die bemerkenswerthe Thatsache heraus, dass unmittelbar nach Ablauf einer durch einen stärkeren Strom ausgelösten Oeffnungszuckung auch das Verschwinden vorher nur bei Schliessung wirksamer, schwacher Ströme erregend wirkt, und zwar in fast gleichem Grade wie die Oeffnung des starken Stromes. Dieser Reizerfolg nimmt aber schon nach kurzer Zeit an Grösse ab und verschwindet, wenn der Nerv hinreichend lebenskräftig war, nach wenigen Minuten der Ruhe vollständig. Diese eigenthümliche Nachwirkung ist unter sonst gleichen Umständen um so anhaltender, je länger vorher der stärkere Strom einwirkte und je weniger lebenskräftig der Nerv war.

Man kann daher, wie durch locale Kalisalzbehandlung eine beliebige Stelle in der Continuität eines unversehrten Nerven auch dadurch für schwache, unter normalen Verhältnissen niemals wirksame Oeffnungsreize empfänglich machen, dass man dieselbe für kurze Zeit zur Eintrittsstelle eines stärkeren Kettenstromes macht, und wie im ersteren Falle die gesteigerte Disposition für die Oeffnungserregung durch Auslaugen der schädlichen Substanzen mit einer indifferenten Flüssigkeit beseitigt werden konnte, so genügen die im ausgeschnittenen Nerven fortdauernden Restitutionsprocesse, um auch im letzteren Falle die durch den Strom selbst bewirkten anodischen Veränderungen wieder aufzuheben und die normale Unempfindlichkeit für Oeffnungsreize wieder herzustellen.

Die Oeffnungserregung, welche nach kurzer Schliessung eines stärkeren Stromes an den anodischen Nervenstellen durch Ströme von

geringer Intensität ausgelöst werden kann, äussert sich, wie schon erwähnt, stets durch Muskelzuckungen, deren Eigenschaften dieselben als durchaus gleichwerthig mit jenen erscheinen lassen, die man nach Einwirkung von Kalisalzlösungen oder in nächster Nähe eines frisch angelegten Querschnittes auszulösen vermag. Abgesehen von dem Fehlen eines merklichen Intervalls zwischen dem Moment der Oeffnung und dem Beginn der Verkürzung äussert sich dies insbesondere durch die übereinstimmende Form der Zuckungscurven und den geringen Einfluss der Intensität und Schliessungsdauer des Reizstromes auf die Grösse der Zuckungen.

Ein weiterer Beweis für die Gleichwerthigkeit der Oeffnungszuckungen, welche nach Kalisalzbehandlung eines Nerven ausgelöst werden, die ihrerseits als identisch mit den „primären Oeffnungszuckungen" nach Einwirkung von Alkohol angesehen werden müssen, und der durch stärkere Ströme an normalen, unversehrten Nerven ausgelösten Oeffnungszuckungen ist dadurch gegeben, dass es gelingt, die letzteren neben „secundären" verspäteten Oeffnungszuckungen (Oeffnungszuckung II) an einem und demselben Präparate gleichzeitig auftreten zu sehen. Da der Ritter'sche Oeffnungstetanus früheren Auseinandersetzungen zufolge der Oeffnungszuckung II gleichwerthig ist, und wie diese unter Umständen verspätet eintritt, was bereits Wundt beobachtete, so besteht in solchen Fällen der Oeffnungsreizerfolg entweder in einer vollständig oder unvollständig getrennten Doppelzuckung, oder es bildet die Oeffnungszuckung I einen Vorschlag zu dem Ritter'schen Tetanus (Fig. 189, 192).

Die betreffenden Curven wurden in der Weise gewonnen, dass, nachdem die Erregbarkeit des Nerven durch Wasserverlust, Kochsalz- oder Alkoholbehandlung beträchtlich gesteigert und in Folge dessen die Disposition für die Auslösung secundärer Oeffnungserregung hergestellt war, ein stärkerer Strom während einiger Sekunden geschlossen blieb, um die anodischen Faserstellen zugleich für die Auslösung primärer Oeffnungszuckungen (durch Ströme von geringer Intensität) zu disponiren. So lange dann die Nachwirkung der einmaligen Schliessung eines starken Stromes anhält, beobachtet man auch bei Oeffnung schwächerer Ströme die doppelten Reizerfolge, ja sie treten sogar gerade dann besonders deutlich gesondert hervor, während bei Anwendung stärkerer Ströme wegen der Verkürzung des „Latenzstadiums" der Oeffnungszuckung II beide Zuckungen leicht zu einer einzigen verschmelzen, was in gleicher Weise auch vom Ritter'schen Tetanus gilt. Dieser letztere Umstand lässt es auch begreiflich erscheinen, dass man bisher das Vorhandensein von zwei wesentlich verschiedenen Oeffnungswirkungen des Stromes übersehen hat.

Es erhebt sich nunmehr die wichtige Frage, ob die beiden, unter gewissen, im Vorstehenden erörterten Versuchsbedingungen zu beobachtenden Oeffnungsreizerfolge ungeachtet ihrer Verschiedenheit auf eine und dieselbe Grundursache zurückgeführt werden können, und wenn nicht, welche ursächliche Momente denselben zu Grunde liegen.

Was zunächst die erste Frage anbelangt, so dürfte eine unbefangene und vorurtheilslose Prüfung der mitgetheilten Thatsachen genügen, um die Unwahrscheinlichkeit einer einheitlichen Entstehungsursache von Reizerfolgen darzuthun, welche nicht nur betreffs der Bedingungen ihres Eintretens, sondern auch hinsichtlich ihrer Eigenschaften so wenig

übereinstimmen wie die I. und II. Oeffnungszuckung. Während das Auftreten der letzteren geknüpft erscheint an das Vorhandensein einer beträchtlich erhöhten Erregbarkeit des Nerven, tritt die erstere umgekehrt gerade bei herabgesetzter Erregbarkeit desselben hervor, und während bei Anwendung schwächerer Ströme ein verspätetes Eintreten der Oeffnungszuckung II und des ihr gleichwerthigen Ritter'schen Tetanus als Regel gelten darf, und ausserdem die Abhängigkeit von der Schliessungsdauer des Stromes auf das Deutlichste hervortritt, ist ein merkliches Intervall zwischen dem Moment der Oeffnung und dem Beginn der Oeffnungszuckung I niemals vorhanden; auch ist dieselbe, sobald einmal die Bedingungen ihres Auftretens gegeben sind, fast ganz unabhängig von der Schliessungsdauer und Intensität des Reizstromes.

Die unzweifelhafte Gleichwerthigkeit der Oeffnungszuckung II und des Ritter'schen Tetanus gestattet für beide die gleiche Entstehungsursache anzunehmen. Pflüger, welcher jede Oeffnungszuckung als Folge der Erregung des Nerven durch das Verschwinden des Anelektrotonus betrachtete, erklärte auch den Ritter'schen Tetanus in derselben Weise und bewies in der That durch den bekannten Versuch mit Abschneiden einer vorher anelektrotonisirten Nervenstrecke, dass der Oeffnungstetanus in dieser selbst entsteht. Nach Engelmann's (4. p. 411) Anschauung verdankt er jedoch hier seine Entstehung bereits vorhandenen, spontanen Reizen, welche, vorher unwirksam, in Folge der nach der Oeffnung eintretenden positiven Modification der Erregbarkeit der vorher anelektrotonischen Nervenstrecken zu wirksamen Reizen werden, und dann eine Gestaltveränderung des Muskels herbeizuführen vermögen. Engelmann stützt diese Anschauung besonders mit dem Hinweis auf die leicht zu bestätigende Thatsache, dass „in frischen, vor Verdunstung geschützten Nerv-Muskelpräparaten normaler Frösche nach der Oeffnung des Stromes eine einfache Zuckung eintritt, die sich nicht unterscheidet von der Schliessungszuckung oder der Zuckung nach einem einzelnen Inductionsschlag". „Mit der grössten Regelmässigkeit dagegen tritt der Oeffnungstetanus (wie auch der analoge Schliessungstetanus) bei erkältet gewesenen Präparaten ein", deren Nerven sich durch eine ausserordentliche Reizbarkeit auszeichnen, welche Engelmann eben auf das Vorhandensein innerer Reize bezieht, die oft so mächtig werden, dass auch bei sorgfältigstem Schutz vor Verdunstung spontane Zuckungen auftreten oder gar Tetanus ausbricht. Als weitere Stütze der Engelmann'schen Ansicht über die Natur des Ritter'schen Tetanus könnte ein Versuch von Grünhagen (40) gelten, welcher zeigt, dass „schwache tetanische Reizung, welche vor Schluss des polarisirenden Stromes keinen sichtbaren Effect erzielte, nach Oeffnung desselben einen deutlichen Tetanus hervorruft, dessen Dauer um so länger ausfällt, je stärker der polarisirende Strom und je empfindlicher der Nerv war". Grünhagen leitet hieraus folgenden Satz ab: „Die gesteigerte Erregbarkeit des Nerven auf der zuvor anelektrotonisirten Strecke plus einer Vermehrung der im Nerven normal ablaufenden Zersetzungsreize gibt uns den Oeffnungstetanus constanter Ströme. Durch eine tetanisirende Reizung, welche noch nicht die Schwelle der Erregung erreicht, lassen sich diese chemischen Reize ersetzen."

Demzufolge wäre auch das Auftreten der secundären Oeffnungszuckung nur in dem Falle zu erwarten, wenn der Nerv sich in einem

so zu sagen latenten Erregungszustande befindet. Und in der That stimmt das, was oben über die Bedingungen des Auftretens der Oeffnungszuckung II mitgetheilt wurde, auf das vollkommenste mit dieser Anschauung überein. Denn sowohl bei Wasserverlust durch Verdunstung, wie auch bei Behandlung mit concentrirter Kochsalzlösung geräth der Nerv alsbald in den Zustand der Erregung, die anfangs zu schwach, um sich durch Zuckungen des Muskels zu verrathen, später den heftigsten Tetanus veranlasst. Gerade zu jener Zeit aber, wo die Erregung latent ist, vermag man Oeffnungszuckung II, beziehungsweise Ritter'schen Tetanus durch selbst sehr schwache Ströme auszulösen. In gleicher Weise muss, wie ich glaube, auch die das Auftreten der Oeffnungszuckung II so ausserordentlich begünstigende Wirkung des Alkohols in hohen Verdünnungsgraden gedeutet werden, obschon Eckhardt und Kühne denselben nur bis etwa 80% herab erregend fanden. Indessen sah Mommsen nicht selten schon Muskelzuckungen auftreten bei Behandlung des Nerven mit relativ stark verdünnter alkoholischer Salzlösung (20 Vol. %), und ich kann diese Angabe durchaus bestätigen. Der Umstand, dass die Erregung der Nerven durch Alkohol so schwach ist, dass sie nur selten die Schwelle überschreitet, dagegen lange Zeit hindurch in ziemlich gleicher Stärke latent bleibt, macht denselben zu dem geeignetesten Mittel, um Oeffnungszuckung II hervorzurufen und deren Eigenschaften zu untersuchen.

In schlagendster Weise wird aber der Satz, dass die Auslösung der Oeffnungszuckung II ganz ebenso wie das Auftreten des Ritter'schen Tetanus an das Vorhandensein einer latenten Erregung des Nerven geknüpft ist, dadurch bewiesen, dass es gelingt, Oeffnungszuckung II mit allen ihren früher geschilderten, charakteristischen Eigenschaften an Nerven auszulösen, welche nach dem Vorgange Grünhagen's durch schwaches Tetanisiren in den Zustand latenter Erregung versetzt werden.

Man braucht zu diesem Zwecke nur das centrale Ende eines vom Rückenmark getrennten oder auch mit demselben noch zusammenhängenden Ischiadicus mittelst des Du Bois'schen Schlitteninductoriums bei einem Rollenabstand zu tetanisiren, bei welchem man sich gerade an der Grenze der Wirksamkeit befindet. Reizt man dann zu gleicher Zeit eine tiefer gelegene Nervenstrecke mit schwachen, absteigend gerichteten Kettenströmen, so beobachtet man bei passender Regulirung der Schliessungsdauer stets Oeffnungszuckungen, welche in jeder Beziehung den Oeffnungszuckungen II als gleichwerthig sich erweisen, indem sie, wie diese, verspätet erfolgen und in hohem Grade von der Schliessungsdauer des Stromes abhängig erscheinen. Wird die Intensität des letzteren verstärkt, so werden die Oeffnungszuckungen allmählich immer gedehnter und gehen schliesslich in Tetanus über, der, wie vordem die Zuckungen, verspätet eintritt. Die Identität dieser und der oben als secundär bezeichneten Oeffnungswirkungen wird unzweifelhaft, wenn man sieht, dass auch hier doppelte Reizerfolge bei Oeffnung schwacher Ströme auftreten, wenn durch vorhergehende kurze Schliessung eines stärkeren Stromes die Disposition für Auslösung primärer Oeffnungszuckungen gegeben ist. Man beobachtet dann wiederum entweder Doppelzuckungen, oder es bildet die Oeffnungszuckung I einen Vorschlag zu dem Ritter'schen Tetanus.

Reizt man den Nerven während des schwachen und an sich unwirksamen Tetanisirens mit aufsteigend gerichteten Kettenströmen, so erfolgt, je nach der Intensität derselben, entweder nur Verstärkung der Schliessungszuckung oder Schliessungstetanus, niemals beobachtet man in diesem Falle Oeffnungserregung.

Im Wesentlichen denselben Erfolg, wie schwaches Tetanisiren oberhalb der mit Kettenströmen gereizten Nervenstrecke hat auch die Application eines nicht zu schwach wirkenden chemischen Reizmittels an derselben Stelle. Besonders fand ich hierzu Glycerin geeignet. Kurz vor Ausbruch des Tetanus sieht man in günstigen Fällen schwache absteigend gerichtete Ströme Oeffnungszuckungen II auslösen. In ähnlicher Weise wurde der Versuch auch schon früher von Grünhagen (36) angestellt. Kann es demnach wohl als bewiesen gelten, dass die Oeffnungszuckung II und der Ritter'sche Tetanus (sowie auch der Schliessungstetanus) in vielen Fällen nicht, wie Pflüger meinte, auf dem Verschwinden des Anelektrotonus (beziehungsweise dem Entstehen des Katelectrotonus) an sich beruht, sondern durch latente Reize bedingt wird, die, selbst unzureichend zur Erregung des Muskels, erst dann wirksam werden, wenn die Erregbarkeit der Nerven nach dem Verschwinden des Anelektrotonus (oder während eines bestehenden Katelektrotonus) gesteigert erscheint, so scheint doch in manchen Fällen eine wirksame Oeffnungserregung von gleichem Charakter auch ohne einen schon vorher bestehenden latenten Erregungszustand eintreten zu können (Kaltnerven), was nicht verwundern kann, wenn man sich der früher erwähnten Beziehungen zwischen Erregbarkeitssteigerung und Erregung erinnert. Andererseits bleibt jedoch die Natur der Oeffnungszuckung I zunächst noch unaufgeklärt, wenn sich auch die Bedingungen ihres Auftretens genauer als vordem präcisiren lassen.

Anknüpfend an Versuche, bei welchen die Oeffnungszuckung I unmittelbar nach Anlegen eines (mechanischen, chemischen oder thermischen) Querschnittes in nächster Nähe der Anode hervortritt, muss man daran denken, den durch diesen Eingriff entwickelten Demarcationsstrom in einen ursächlichen Zusammenhang mit dem Hervortreten der Oeffnungszuckung I zu bringen, allerdings nicht in dem Sinne, dass die erhöhte Erregbarkeit in der Nähe des Querschnittes, deren Ursache noch zu besprechen sein wird, das Wirksamwerden schwacher Oeffnungsreize bedingt; denn diese Auffassung erscheint genügend widerlegt durch die oben mitgetheilten Thatsachen. Auch die Ansicht von Grünhagen, dass die Erscheinung des Auftretens der Oeffnungszuckung nach Anlegen eines frischen Querschnittes am Nerven in der Nähe der Anode in erster Reihe als das „Produkt einer Reizsummation" aufzufassen sei, „einerseits der an und für sich zu schwachen Erregung, welche mit der Oeffnung des absteigenden Stromes verknüpft ist" — des Anodenreizes also — andererseits des „fortbestehenden, schwachen, mechanischen Reizes der Schnittführung", darf als widerlegt gelten. Denn abgesehen davon, dass eine stundenlange Nachwirkung einer einfachen Durchschneidung (und so lange dauert in der Nähe des Querschnittes die Disposition für Auslösung der Oeffnungszuckung I) an und für sich unwahrscheinlich ist, lässt sich gegen die Grünhagen'sche Auffassung auch geltend machen, dass dann die Schliessungsreizerfolge bei gleicher Lage der Elektroden und aufsteigender Stromesrichtung entsprechend verstärkt sein müssten, was nicht der Fall ist. Wohl aber wird man sich an die früher schon besprochene analoge

Thatsache erinnern, dass beim quergestreiften Muskel ganz ähnliche Wirkungen hervortreten. Dort liess sich der directe Nachweis liefern, dass es sich um „scheinbare", durch innere Abgleichung des während der Schliessung des Kettenstromes im ableitenden Bogen compensirten Demarcationsstromes verursachte Oeffnungszuckungen handelt. Es liegt sehr nahe, dieselbe Erklärung auch für die primäre Querschnitts-Oeffnungszuckung bei Nervenreizung heranzuziehen. In der That ist dies in ausgedehntem Maasse von Grützner (41) und Tigerstedt (41) geschehen, welche nur insoferne sicher zu weit gehen, als sie eine wirkliche, durch das Verschwinden des Stromes bewirkte Oeffnungserregung überhaupt gänzlich leugnen und annehmen, dass jede sogenannte Oeffnungserregung in ihrem Wesen eine Schliessungserregung ist, die auf eine Interferenzwirkung des Reizstromes mit einem Nervenstrome zurückzuführen ist, welcher letztere entweder ein Demarcationsstrom oder ein Polarisationsstrom sein kann.

Es muss dem gegenüber daran festgehalten werden, dass, wie beim Muskel, so auch beim Nerven **echte** Oeffnungserregung im Sinne einer Reaction der erregbaren Substanz gegen die (an der Anode) durch den Strom bewirkten Veränderungen besteht. Auf die den „scheinbaren Oeffnungszuckungen zu Grunde liegenden Interferenzwirkungen zwischen dem Reizstrom und präexistirenden Spannungsdifferenzen kann erst später näher eingegangen werden, wenn von den elektromotorischen Wirkungen des Nerven die Rede sein wird.

Wenn, wie aus dem Vorstehenden unmittelbar hervorgeht, die Erfolge der Reizung motorischer Nerven mit dem Kettenstrom sehr wesentlich mit von den Erregbarkeitsverhältnissen des Nerven abhängig sind, so darf man erwarten, dass das Verhalten eines Nerv-Muskelpräparates sich ziemlich complicirt gestalten wird, wenn dasselbe eine Vielheit functionell und in ihrer Erregbarkeit verschiedener Elemente darstellt, wie dies beispielsweise schon für den stromprüfenden Froschschenkel mit Beugern und Streckern in dem gemeinsamen Nervenstamme, oder in noch viel höherem Maasse für die Krebsscheere gilt. In Bezug auf den ersteren Fall sei bemerkt, dass nach Grützner (42) bei Reizung des Ischiadicus vom Frosch mit zunehmend stärkeren Kettenströmen bei der Schliessung anfangs ganz andere Muskeln zucken als später. Kommt es dann schliesslich zu wirksamer Oeffnungserregung, so sieht man dabei wieder diejenigen Muskeln allein zucken, welche bei der Schliessung zunächst in Thätigkeit geriethen. Der Oeffnungsreiz wirkt also hier (bei Anwendung starker Ströme) so wie schwache Schliessungsreize. Dies lässt sich auch am Menschen beobachten, wenn man die Elektroden einer genügend starken Kette in den sulcus bicipitalis internus anlegt. Bei einer gewissen Stromstärke zucken dann bei der Schliessung andere Muskeln als bei der Oeffnung (Beugung der Hand bei Schluss, Pronation bei Oeffnung).

An der Krebsscheere gestalten sich, wie zu erwarten war, die Reizerfolge mit dem Kettenstrom unter Umständen ausserordentlich verwickelt (Biedermann, 43). Wie schon früher besprochen wurde (p. 524 ff.), hatte sich bei tetanisirender Reizung des Scheerennerven herausgestellt, dass der tonisch verkürzte Schliessmuskel ungefähr bei derselben relativ geringen Stromstärke erschlafft, bei welcher sich der Scheerenöffner kräftig contrahirt, während umgekehrt starke Ströme zwar jenen in tetanische Contraction versetzen, an diesem dagegen

entweder keinerlei sichtbare Gestaltveränderungen hervorrufen, oder, falls Tonus vorhanden ist, Erschlaffung bewirken. Es schien demnach ein vollständiger Antagonismus der Erregungsbedingungen für die beiden Muskeln zugehörigen Nerven zu bestehen.

Dem gegenüber gestalten sich die Reizerfolge bei Anwendung von Kettenströmen wesentlich verwickelter, und ist vor Allem zu betonen, dass eine „neutrale Zone" der Stromstärke in dem oben erwähnten Sinne dann niemals nachweisbar ist, wenngleich auffallende und durchaus gesetzmässige Unterschiede der Wirkungsweise verschieden starker Ströme auch hier nicht fehlen. In Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Reizerfolge bei tetanisirender Erregung des Nerven mittels Wechselströmen lässt sich nämlich zeigen, dass auch bei Schliessung eines Kettenstromes an dem Oeffnungsmuskel die Erregungserscheinungen, an dem Schliessmuskel dagegen die Hemmungswirkungen überwiegen oder auch allein hervortreten, wenn die Stromesintensität gering ist, während bei Anwendung starker Ströme der umgekehrte Erfolg eintritt. Doch sind die Erscheinungen im Einzelnen viel schwerer zu übersehen, weil bei jeder nicht zu schwachen Reizung in der Regel beiderlei Wirkungen (Erregung und Hemmung) sich geltend machen, so dass bei graphischer Darstellung der Gestaltveränderungen eines der beiden tonisch verkürzten Muskeln unter Umständen höchst complicirte Curven erhalten werden, deren Deutung nur auf Grund der früheren Erfahrungen möglich war.

Am einfachsten und den Erfahrungen an anderen Nerv-Muskelpräparaten durchaus entsprechend gestalten sich die Erregungserscheinungen an dem tonusfreien Schliessmuskel, indem dieselben vollkommen dem Pflüger'schen Zuckungsgesetze entsprechen. Mittelstarke Ströme wirken hier unabhängig von der Richtung, in welcher sie den Nerven durchfliessen, sowohl bei der Schliessung wie bei der Oeffnung erregend, während ein starker, absteigender Strom nur Schliessungserregung, ein starker aufsteigender dagegen nur Oeffnungserregung bewirkt. Bemerkenswerth erscheint bei diesen Versuchen der Umstand, dass jede stärkere Reizung zu einer mehr oder weniger lang anhaltenden, tetanischen Verkürzung des Muskels Anlass giebt, so dass hier, wie schon erwähnt, die Dauererregung durch den constanten Strom zur Regel wird.

Abgesehen von anderen, noch näher zu erörternden Unterschieden zeigt sich bei gleichartigen Versuchen an dem tonusfreien Oeffnungsmuskel, dass hier in der Regel schon viel schwächere Ströme erregend wirken, als bei dem Schliessmuskel, während starke unter Umständen gänzlich wirkungslos bleiben, in anderen Fällen aber erheblich schwächere Contractionen auslösen als Ströme von geringerer Intensität. Doch gehört dieses letztere paradoxe Verhalten keineswegs zur Regel und kann nicht einmal als sehr häufiges Vorkommniss bezeichnet werden.

Die Stromesrichtung erscheint bei allen Versuchen an den Scheerenmuskeln insoferne von Belang, als die Schliessungserregung in der Mehrzahl der Fälle eher bei aufsteigendem als bei absteigendem Strome beginnt, während für den Oeffnungsreizerfolg das Umgekehrte gilt. Die Ursache dieses Verhaltens dürfte nicht sowohl in besonderen Eigenschaften der Nervenfasern, als vielmehr in dem Umstande zu suchen sein, dass bei der gewählten Versuchsanordnung die Stromdichte an Stelle der beiden Elektroden nicht gleich, sondern an dem

nach der Peripherie hin gelegenen Reizorte geringer ist, als an dem centralen. Es hängt dies wohl von der Gestalt des zur Einführung der (Faden-) Elektroden benützten Armgliedes ab, dessen Querschnitt nach der Scheere hin beträchtlich zunimmt. Es gelingt, den erwähnten Unterschied auszugleichen oder sogar in das Gegentheil zu verkehren, wenn man die Fäden möglichst nahe dem an der inneren Kante des betreffenden Gliedes verlaufenden Nerven durchzieht, oder überhaupt ein mehr basalwärts gelegenes Armglied zur Reizung benützt.

Jeder Zweifel bezüglich der Giltigkeit des Pflüger'schen Erregungsgesetzes für die Nerven des Schliessmuskels sowohl wie für jene des Oeffnungsmuskels lässt sich übrigens in einfachster Weise durch später noch zu erwähnende Versuche mit Ausschaltung der central gelegenen Elektrode ausschliessen.

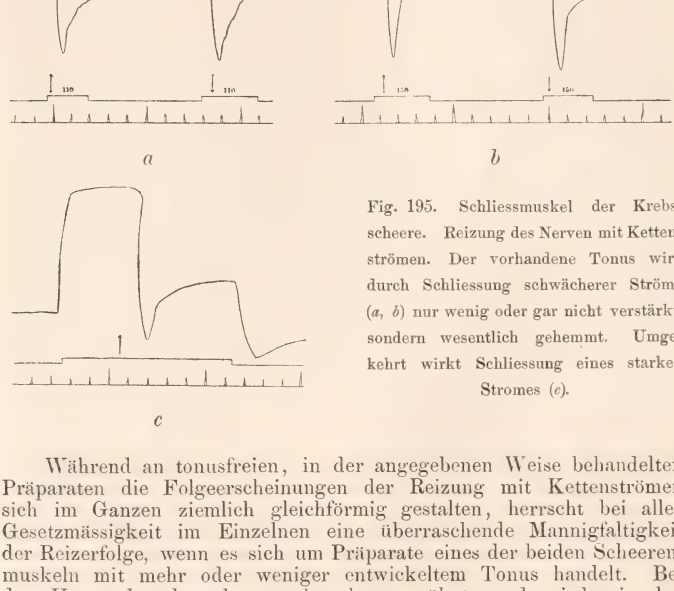


Fig. 195. Schliessmuskel der Krebsscheere. Reizung des Nerven mit Kettenströmen. Der vorhandene Tonus wird durch Schliessung schwächerer Ströme (*a*, *b*) nur wenig oder gar nicht verstärkt, sondern wesentlich gehemmt. Umgekehrt wirkt Schliessung eines starken Stromes (*c*).

Während an tonusfreien, in der angegebenen Weise behandelten Präparaten die Folgeerscheinungen der Reizung mit Kettenströmen sich im Ganzen ziemlich gleichförmig gestalten, herrscht bei aller Gesetzmässigkeit im Einzelnen eine überraschende Mannigfaltigkeit der Reizerfolge, wenn es sich um Präparate eines der beiden Scheerenmuskeln mit mehr oder weniger entwickeltem Tonus handelt. Bei dem Umstande, dass dann, wie schon erwähnt wurde, jede einzelne Reizung den betreffenden Muskel in gerade entgegengesetztem Sinne zu beeinflussen vermag und, wie gezeigt werden soll, auch thatsächlich gegensinnige Gestaltveränderungen hervorbringt, indem je nach dem Zustande des Präparates, sowie der Stärke und Richtung des Reizstromes, bald die Wirkungen der Erregung, bald die Folgen der Hemmung überwiegen, erscheint dies leicht begreiflich.

Um die gesetzmässige Abhängigkeit der Hemmungs- und Erregungswirkungen des Kettenstromes von dessen Richtung und Stärke

zu übersehen, erscheinen jene Präparate des Schliessmuskels am geeignetsten, welche sich in einem mittleren tonischen Contractionszustande befinden und daher beiderlei Folgewirkungen der Erregung durch entsprechende Gestaltveränderungen verrathen können.

Reizt man dann bei zunehmender Stromesintensität abwechselnd mit auf- oder absteigendem Strome oder bei unveränderter Stromesrichtung, so treten in der Regel auf den ersten Blick gewisse charakteristische Eigenthümlichkeiten der Reactionsweise hervor, welche mit Berücksichtigung früherer Erfahrungen über die Erfolge tetanisirender Nervenreizung den Schliessmuskel auf das Schärfste von dem Oeffnungsmuskel zu unterscheiden gestatten.

Zunächst fällt sofort auf, dass bei Präparaten des ersterwähnten Muskels schwächere und mittelstarke Ströme vorwiegend hemmend wirken, während bei Anwendung starker Ströme die Folgen der Erregung überwiegen, beziehungsweise allein sich geltend machen (Fig. 195 *a*, *b*). Es äussert sich dies einerseits in dem Umstande, dass die stets dem Momente der Schliessung entsprechende Verstärkung des Tonus, also die Verkürzung des Muskels, bei wachsender Reizstärke bis zu einer gewissen oberen Grenze, welche in Folge der mechanischen Bedingungen des Versuches vielleicht nicht dem erreichbaren Maximum der Contraction entspricht, zunimmt, während anderseits auch die Dauer des Schliessungstetanus wächst, wodurch es bedingt wird, dass die bei jeder Einzelreizung deutlich hervortretende Hemmung (Erschlaffung) sich um so später nach Beginn der Reizung (Schliessung) geltend macht, je stärker der benützte Strom war.

Fasst man demnach nur die aufeinander folgenden Veränderungen der Verkürzungserscheinungen ins Auge, so kann man von einem allmählichen Uebergang an Höhe zunehmender, mehr oder weniger gedehnter Zuckungen in einen ausgeprägten, lang anhaltenden Schliessungstetanus sprechen und bemerkt dann sofort die Uebereinstimmung mit dem Verhalten des erschlafften tonusfreien Muskels unter gleichen Verhältnissen. Nicht selten kommen letzterenfalls bei einer gewissen Stromstärke Schliessungszuckungen von auffallender Kürze vor, deren Curve durch einen sehr spitzen Gipfel sich auszeichnet, und ich möchte die Vermuthung aussprechen, dass es sich hier um die Folgenwirkung einer rasch nach der Schliessung zur Geltung gelangenden Hemmung handeln dürfte, da sonst in der Regel der Verlauf der Schliessungszuckungen ein gedehnter zu sein pflegt.

Anfang und Ende einer Versuchsreihe an einem tonischen Schliessmuskel sind gewöhnlich durch einsinnige (und zwar gerade entgegengesetzte) Reizerfolge gekennzeichnet, während zahlreiche und mannigfaltige Uebergänge doppelsinniger Wirkungen dazwischen liegen, die je nach der Stromstärke durchaus gesetzmässige Beziehungen in dem gegenseitigen Verhältnisse zwischen Erregung und Hemmung, Contraction und Erschlaffung erkennen lassen.

Ausnahmslos und in Uebereinstimmung mit allen früheren Erfahrungen zeigt sich, dass einsinnige Hemmungswirkungen bei indirecter Reizung des Schliessmuskels mit Kettenströmen, nur bei verhältnissmässig geringer Intensität der letzteren hervortreten, während sehr starke Ströme ausschliesslich erregend wirken; wenigstens gilt dies während der ersten Zeit nach der Schliessung.

Es ist mit Rücksicht auf die noch mitzutheilenden Erfahrungen an dem Oeffnungsmuskel der Krebsscheere besonders hervorzuheben,

dass, sobald einmal der Reizstrom eine genügende Intensität besitzt, um eine merkliche Verstärkung des bestehenden Tonus bei der Schliessung hervorzurufen, diese unter allen Umständen der darauf folgenden, durch Hemmung bewirkten Verminderung des Tonus vorangeht.

An der Curve macht sich jene anfangs nur als kleine Erhebung vor der tiefen Einsenkung bemerkbar, welche der Schreibhebel infolge des durch Hemmung des Tonus bewirkten Herabsinkens des nach unten gekehrten, frei beweglichen Scheerenarmes verzeichnet. Jede folgende stärkere Reizung lässt dann die Folgewirkungen der Erregung immer deutlicher hervortreten, während jene der Hemmung anfangs zwar noch in gleicher Stärke, aber infolge der zunehmenden Dauer des Schliessungstetanus mehr und mehr verspätet zur Geltung gelangen.

Die Curve erhebt sich daher zunächst steil über die anfängliche, dem bestehenden Tonus entsprechende Abscissenlinie, um früher oder später plötzlich tief unter dieselbe herabzusinken (Fig. 196), worauf sie entweder sofort oder nach einiger Zeit langsamer wieder ansteigt, so dass der Schreibhebel seine Anfangslage oft noch während der Schliessungsdauer, anderenfalls jedoch erst nach Oeffnung des Kreises erreicht. Es kommt nicht selten vor, dass bei einer gewissen Stromstärke die Verkürzung des tonischen Muskels bei Schliessung des Kreises der darauf folgenden Erschlaffung, sowohl hinsichtlich der Grösse, als auch bezüglich der Dauer nahezu entspricht, so dass der oberhalb der Abscisse gelegene erste Abschnitt der Curve dem unterhalb befindlichen fast vollkommen gleicht (Fig. 196). Bei Stromstärken diesseits dieser Grenze pflegt dann im Allgemeinen die zweite Hälfte der Curve zu überwiegen, während jenseits derselben die Wirkungen der Erregung auf Kosten der Hemmungserfolge immer mehr in den Vordergrund treten und daher der erste Abschnitt der Curve charakteristische Bedeutung erlangt.

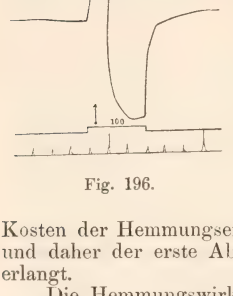


Fig. 196.

Die Hemmungswirkungen sind oft so wenig scharf ausgeprägt, dass man sie ohne Kenntniss der Wirkungsweise schwächerer Ströme als selbständige Reizerfolge leicht ganz übersehen und möglicherweise nur als Ermüdungserscheinungen infolge der unmittelbar vorhergehenden Dauererregung auffassen könnte. Dagegen spricht freilich schon der bereits erwähnte Umstand, dass die Wiederentwicklung des in mehr oder weniger hohem Grade gehemmten Tonus in der Regel noch während der Schliessungsdauer erfolgt, vor Allem aber die Thatsache, dass, wie sich nicht selten zeigt, die Oeffnung eines stärkeren Stromes in derselben Weise hemmend wirkt, wie die Schliessung eines schwachen. Man beobachtet dann bei Oeffnung des Reizkreises ein ähnliches Absinken der Curve wie vorher, während der Dauer der Schliessung (Fig. 195 *c*).

Wenn, wie die vorstehend geschilderten Versuchsergebnisse lehren, das Verhalten des tonisch verkürzten Schliessmuskels bei Reizung des Nerven mit Kettenströmen dadurch charakterisirt ist, dass mit zunehmender Stromstärke die Hemmungswirkungen gegenüber den Folge-

erscheinungen der Erregung mehr und mehr zurücktreten und schliesslich unmerklich werden, ist bei dem durch seinen wesentlich stärkeren und insbesondere viel beständigeren Tonus ausgezeichneten Oeffnungsmuskel gerade das Gegentheil der Fall. Dies ergiebt sich sofort aus der Vergleichung der unter möglichst gleichartigen Versuchsbedingungen gewonnenen Curven (Fig. 195 und Fig. 197), die in mancher Beziehung in geradem Gegensatze zu einander stehen.

Während der Tonus des Schliessmuskels durch die schwächsten, eben wirksamen Ströme in der Regel gehemmt wird, ohne dass eine merkliche Erregung vorhergeht oder im Verlaufe einer längeren Schliessung folgt, besteht die erste Wirkung schwacher Reize bei dem Oeffnungsmuskel ganz vorwiegend in einer Verstärkung des eben

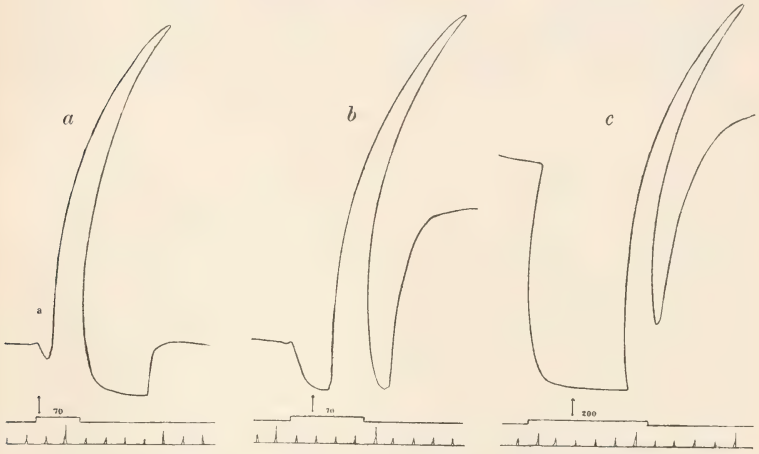
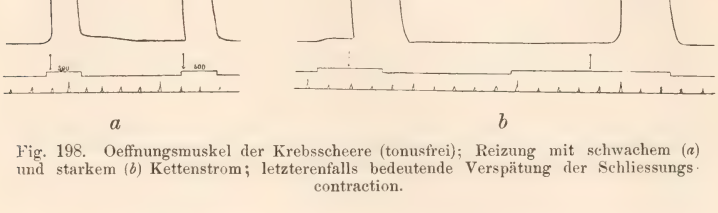


Fig. 197. Oeffnungsmuskel der Krebsscheere (tonisch); Reizung mit Kettenströmen von zunehmender Intensität; wachsende Hemmungserfolge als primäre Reizwirkungen. Die Zeitmarken entsprechen Secunden.

bestehenden Tonus, und herrscht somit in dieser Beziehung vollständige Uebereinstimmung zwischen dem Erfolge der Reizung mit tetanisirenden Wechselströmen und mit dem Kettenstrome. Doch macht sich schon bei geringer Verstärkung des letzteren sowohl im einen wie im anderen Falle als sehr bemerkenswerther Unterschied der Umstand geltend, dass nunmehr jeder Einzelreizung doppelsinnige Wirkungen entsprechen. Während aber bei dem Schliessmuskel die Erregung der Hemmung stets vorangeht, ist gerade das Gegentheil bei dem Oeffnungsmuskel der Fall. In Bezug auf den Moment der Schliessung des Reizkreises tritt demnach hier die Erregung (Contraction), dort dagegen die Hemmung (Erschlaffung) verspätet ein, und es ist im einen Falle diese, im anderen jene als primäre Stromeswirkung zu bezeichnen.

Wie bei dem Schliessmuskel die Folgewirkung der Erregung zur Zeit ihres ersten Auftretens als selbständiger Bestandtheil der Curve eben nur angedeutet erscheint, so gilt das Gleiche auch bezüglich des Hemmungserfolges bei indirecter Reizung des Oeffnungsmuskels. So zeigt Fig. 197 *a* nach einem ganz geringfügigen, im Augenblicke der Schliessung beginnenden Absinken der Curve ein beträchtliches Ansteigen derselben als Folge der nun erst zur Geltung kommenden Schliessungserregung, welche in *b* und *c* zu einer dauernden Verstärkung des ursprünglich vorhandenen Tonus führt. Derselbe schwache Strom bewirkte bei der minder günstigen, absteigenden Richtung nur Schliessungserregung ohne vorhergehende Hemmung und wirkte daher im Sinne eines schwächeren Reizes. Derselbe gradweise Unterschied der Wirkung beider Stromesrichtungen macht sich in den meisten Fällen mehr oder weniger deutlich bemerkbar, wo abwechselnd mit auf- und absteigendem Strome gereizt wird. Bei zunehmender Stärke des Reizes tritt der primäre Hemmungserfolg immer deutlicher hervor, indem einerseits die Curve bei Schliessung des



a *b*

Fig. 198. Oeffnungsmuskel der Krebsscheere (tonusfrei); Reizung mit schwachem (*a*) und starkem (*b*) Kettenstrom; letzterenfalls bedeutende Verspätung der Schliessungscontraction.

Stromes tiefer absinkt und anderseits um so später wieder zur Abscissenlinie ansteigt, beziehungsweise über dieselbe sich erhebt, je stärker der benützte Strom ist.

Da bei indirecter Reizung des Schliessmuskels mit nicht zu schwachen Kettenströmen die Hemmung, bei Reizung des Oeffnungsmuskels mit starken Strömen dagegen die Erregung mehr weniger verspätet nach der Schliessung sich durch entsprechende Gestaltveränderungen des betreffenden Muskels geltend macht, so kann man bei nicht hinreichend langer Schliessungsdauer in beiden Fällen leicht zu der Annahme verleitet werden, dass es sich nur um einsinnige oder fehlende Reizerfolge handelt. Dies ist bei Präparaten des Oeffnungsmuskels besonders dann der Fall, wenn infolge des mangelnden Tonus direct durch Gestaltveränderungen des Muskels erkennbare Hemmungswirkungen fehlen.

Diese verrathen sich dann eben nur durch eine unter Umständen mehrere Secunden betragende Verlängerung des Latenzstadiums, eine Thatsache, welche den betreffenden Curven ein ganz charakteristisches Gepräge verleiht und dieselben sofort, als von dem Oeffnungsmuskel herrührend, erkennen lässt (Fig. 198 *a*, *b*). Dass es sich dabei wirklich um nichts Anderes, als um die Folge einer der erregenden Wirkung des Stromes vorausgehenden

Hemmung handelt, zeigt sich mit besonderer Deutlichkeit in solchen Fällen, wo bei einer und derselben Stromstärke der Muskel einmal gereizt wird, solange noch ein erheblicher Tonus vorhanden ist, und ebenso später in vollkommen erschlafftem Zustande.

In beiden Fällen erscheint dann die Schliessungscontraction in annähernd gleichem Grade verspätet, während aber einmal bei Schliessung des Kreises eine sichtbare Verminderung des Tonus eintritt, verräth sich die Hemmung anderenfalls nur durch die entsprechende Verlängerung des Latenzstadiums.

Man ist bei Beachtung dieses Umstandes in der Lage, eine der Erregung vorausgehende hemmende Wirkung des Kettenstromes fast in jedem einzelnen Falle und selbst schon bei Anwendung verhältnissmässig schwacher Ströme nachzuweisen, indem eine schon bei geringer Geschwindigkeit der Schreibfläche merkliche Verzögerung im Eintritte der Verkürzung in der Regel nur bei der geringsten, eben wirksamen Stromstärke fehlt. Im Uebrigen fallen begreiflicherweise die Zeitwerthe der Verzögerung bei verschiedenen Präparaten sehr verschieden aus und nehmen in der Regel auch an demselben Präparate bei öfters wiederholter Reizung ab, wenngleich die erregenden Wirkungen des Stromes noch keine Verminderung erkennen lassen.

Gerade wie bei Präparaten des Schliessmuskels, je nach dem Zustande derselben, der hemmende Erfolg der Reizung manchmal sehr deutlich ausgeprägt erscheint, während er in anderen Fällen ungeachtet der etwa gleichen Entwicklung des Tonus nur angedeutet oder ganz unmerklich ist, ein Verhalten, das wohl in erster Linie auf wechselnde Zustände des betreffenden Muskels zu beziehen sein dürfte, so hat man vielfach auch an dem Oeffnungsmuskel Gelegenheit, ähnliche Verschiedenheiten zu beobachten, wiewohl sich die Hemmungswirkungen hier im Allgemeinen mit viel grösserer Sicherheit einstellen, als an dem Antagonisten.

Wie oben erwähnt wurde, überwiegt die erregende Wirkung starker Kettenströme bei dem Schliessmuskel so sehr deren hemmenden Einfluss, dass dieser letztere bei starker Reizung nur ausnahmsweise noch zur Geltung gelangt, indem eine vorübergehende Erschlaffung den Schliessungstetanus früher oder später unterbricht. Dies gilt nicht in gleicher Weise für den Oeffnungsmuskel, wo selbst bei Anwendung starker Ströme die Hemmung, welche hier bezüglich der Abhängigkeit von der Reizstärke der Erregung des antagonistischen Muskels entspricht, im Verlaufe einer längeren Schliessung fast regelmässig von der darauf folgenden Erregung durchbrochen wird, die, wie die Hemmung des Schliessmuskels, offenbar erst dann zur Geltung kommen kann, wenn die Stärke des Reizes während der Schliessungsdauer allmählich abnimmt. In diesem letzteren Umstande ist wohl auch hauptsächlich der Unterschied der Reizerfolge bei Anwendung des Kettenstromes und tetanisirender Wechselströme begründet.

Bezüglich der Oeffnungsreizerfolge ist zu bemerken, dass dieselben, wie überhaupt, so auch hier immer erst bei stärkeren Strömen hervortreten als die Wirkungen der Schliessungsreize, und wie diese je nach Umständen zu entgegengesetzten Gestaltveränderungen des Muskels führen. Infolge der geringeren Stärke des Oeffnungsreizes wirkt derselbe jedoch in der Mehrzahl der Fälle auf den Oeffnungsmuskel nur erregend und erreicht selten genügende Stärke, um Hemmung eines vorhandenen Tonus zu bewirken. Kommen jedoch in einem solchen

Falle die erregenden Wirkungen des Stromes überhaupt nicht zum Ausdrucke, so kann der Reizerfolg sowohl bei Schliessung, wie bei Oeffnung des Kreises in einer vorübergehenden Erschlaffung des tonisch verkürzten Muskels bestehen; die Curve bildet dann zwei Einsenkungen, deren eine bei der Schliessung beginnt und sich noch während der Schliessungsdauer wieder ausgleicht, während die andere kleinere der Oeffnung des Reizkreises entspricht (Fig. 199).

Mit Rücksicht auf die doppelsinnigen, theils hemmenden, theils erregenden Wirkungen der Reizung mit Kettenströmen bei beiden Muskeln der Krebsscheere erschien die Untersuchung der Frage von Wichtigkeit, ob unter der Voraussetzung rein polarer Wirkungen des Stromes beiderlei Erfolge einerseits bei der Schliessung, anderseits bei der Oeffnung von derselben Elektrode ausgehen, oder ob etwa in dieser Beziehung ein Gegensatz zwischen den Auslösungsbedingungen der Erregungs- und Hemmungserfolge besteht.

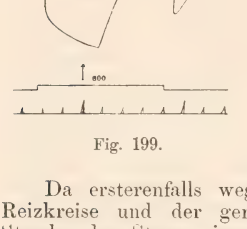


Fig. 199.

Für den tonusfreien Schliessmuskel ist bereits früher erwähnt worden, dass die erregenden Wirkungen hinsichtlich ihrer Entstehung durchaus dem Pflüger'schen Gesetze entsprechen, indem sowohl bei Anwendung sehr starker Ströme, wie auch nach Ausschaltung des Einflusses der centralwärts gelegenen Elektrode durch partielle Abtödtung des Nerven der absteigend gerichtete Strom nur bei der Schliessung, der aufsteigende dagegen nur bei der Oeffnung des Kreises erregend wirkt.

Da ersterenfalls wegen der sehr bedeutenden Widerstände im Reizkreise und der geringen Dichte innerhalb der durchflossenen Strecke der Strom eine sehr beträchtliche Intensität besitzen muss, um mit Beibehaltung unpolarisirbarer Elektroden der dritten Stufe des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes entsprechende Reizerfolge zu erzielen, so ist das zweite oben erwähnte Verfahren im Allgemeinen vorzuziehen.

Mit Hülfe desselben lässt sich in einfacher Weise bei beliebiger Intensität des Stromes für den Schliessmuskel sowohl wie für den Oeffnungsmuskel der Beweis liefern, dass in der That nicht nur die erregenden Wirkungen, sondern auch die Hemmungserfolge bei der Schliessung von der Kathode, bei der Oeffnung dagegen von der Anode ausgehen.

Es genügt hierzu, den Scheerennerven in der Nähe der centralwärts gelegenen Elektrode zu durchschneiden oder ein entsprechendes Stück desselben von vorneherein durch Erwärmen (Eintauchen des Scheerenarmes in heisses Wasser bis in die Nähe der Reizstrecke) abzutödten. Dabei leidet freilich bisweilen der Tonus des betreffenden Muskels, so dass es nicht immer gelingt, durchaus befriedigende Resultate zu erzielen, die jedoch in anderen Fällen vollkommen beweisend ausfallen.

An den Hemmungsfasern des Vagus für das Herz hat Donders (44) polare Wirkungen im Sinne des Pflüger'schen Gesetzes constatirt, indem er die Herzschläge graphisch verzeichnete; bei wirksamer Schliessung oder Oeffnung eines Kettenstromes beobachtet man nach kurzer Latenzzeit eine deutliche Verlängerung der folgenden, besonders

der zwei nächsten Pulsationen, und zwar treten mit zunehmender Stromstärke die Wirkungen in folgender Reihenfolge auf: aufsteigende Schliessung, absteigende Schliessung, absteigende Oeffnung, aufsteigende Oeffnung. Die Wirkungen der aufsteigenden Schliessung und absteigenden Oeffnung erreichen bald ein Maximum, nehmen dann aber ab und fehlen bei starken Strömen ganz, also genau dem Zuckungsgesetz entsprechend.

Mit Rücksicht auf die Trägheit der meisten glatten Muskeln und ihre dadurch bedingte Unfähigkeit, auf einen einmaligen kurzen Reizanstoss zu reagiren, war von vorneherein zu erwarten, dass hier die Erscheinungen des polaren Erregungsgesetzes bei indirecter Reizung entweder gar nicht oder nur ausnahmsweise hervortreten werden. So sieht man keinerlei Erfolg bei einmaliger Schliessung oder Oeffnung, wenn ein Kettenstrom auf den Halssympathicus einwirkt, während wiederholte Schliessung und Oeffnung deutliche Verengerung der Ohrgefässe beim Kaninchen bewirkt. Dagegen gelingt es, an den verhältnissmässig rasch reagirenden Muskeln des Sphynkter iridis (bei Katzen) das Pflüger'sche Gesetz zu demonstriren. Ebenso am Mantelnerven von Eledone (v. Uexküll 45). Schliessung und Oeffnung mittelstarker Ströme giebt bei auf- wie absteigender Richtung Contraction. Schliessung eines starken, absteigenden Stromes giebt Tetanus während der ganzen Schliessungsdauer, bleibt dagegen bei aufsteigender Richtung erfolglos; Oeffnung des Kreises erzeugt in diesem Falle lang anhaltenden Oeffnungstetanus. Oft ist der absteigende Schliessungstetanus rhythmisch.

Auch an secretorischen Nerven lässt sich das Pflüger'sche Gesetz nachweisen, wenn man sich als Index der Erregung der galvanischen Veränderungen der Drüsenzellen bedient. Besonders leicht gelingt dies an der Froschzunge bei Reizung des N. glossopharyngeus (Biedermann 8). Es zeigt sich hierbei wieder, in wie viel höherem Grade Kettenströme geeignet sind, die secretorischen Nerven zu erregen als etwa einzelne Inductionsschläge, welche selbst bei beträchtlicher Intensität noch kaum eine Veränderung des Zungenstromes bewirken, während einmalige Schliessung eines mittelstarken Kettenstromes stets von sehr deutlichem Erfolge begleitet ist. Unzweifelhaft hängt diese auffallende Verschiedenheit der Wirkung in beiden Fällen nur von der verschiedenen Dauer des Stromes ab, und es liegt hierin nicht nur ein neuer Beweis gegen die Allgemeingiltigkeit des Du Bois'schen allgemeinen Erregungsgesetzes, sondern zugleich auch ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der von Grützner und Schott vertretenen Ansicht, dass schnelle Reize wesentlich die rasch reagirenden, langsame dagegen die trägeren Endapparate in Erregung zu versetzen geeignet sind. Wird bei stark entwickeltem, einsteigendem Zungenstrom nach vorhergehender Compensation der Strom von 3—6 Dan. Elementen in absteigender Richtung geschlossen, so erfolgt regelmässig nach kurzer Latenzzeit (von 1—2 Sec.) eine einsinnig negative Schwankung von oft sehr beträchtlicher Stärke, die während der Schliessung einige Zeit bestehen bleibt und sich nach Oeffnung des Reizkreises rasch ausgleicht, wobei sich bei nicht zu starken Strömen die Oeffnungserregung als ein Zögern, oder selbst als ein kurzer Stillstand des Rückganges geltend macht. Dies ist in der Regel noch viel deutlicher ausgeprägt bei Reizung mit aufsteigend gerichteten Strömen, deren Schliessung ebenfalls eine einsinnige, aber wesentlich schwächere, negative Schwan-

kung bedingt als bei absteigender Stromesrichtung. Bedient man sich sehr starker Ströme, so können die Reizerfolge durchaus der dritten Stufe des „Zuckungsgesetzes“ entsprechen, indem bei absteigender Richtung lediglich eine „Schliessungsschwankung“, bei aufsteigender dagegen nur eine „Oeffnungsschwankung“ hervortritt. Wie von vorneherein zu erwarten war, bewirkt abwechselndes Schliessen bei entgegengesetzter Stromesrichtung durch Hin- und Herwenden der Pohl'schen Wippe stets eine ausserordentlich starke Schwankung des Ruhestromes.

An centripetalleitenden (sensiblen) Nerven hat wieder Pflüger (46) zuerst die Wirkungen von Strömen verschiedener Richtung und Stärke untersucht, indem er sich als Reagens der Erregung der ausgelösten Reflexbewegungen bediente. Die Frösche waren schwach mit Strychnin vergiftet, und es wurden die Ströme dem isolirten Ischiadicus zugeleitet und zur Vermeidung künstlicher Querschnitte der unenthäutete Unterschenkel am Nerven belassen. Es zeigten sich dabei die Angaben von Marianini und Matteucci für die starken Ströme völlig bestätigt. Nur die Schliessung des aufsteigenden und die Oeffnung des absteigenden Stromes erregten Reflexe, weil im ersten Falle die katelektrotonische, im letzteren die anelektrotonische Nervenstrecke direct mit dem Rückenmark communicirte; der am Nerven belassene Unterschenkel zuckte dagegen, dem Zuckungsgesetz entsprechend, nur bei den beiden entgegengesetzten Acten. Bei mittelstarken Strömen wurden alle vier Acte mit Reflex beantwortet, wie auch schon Matteucci gesehen hatte. In neuerer Zeit haben Setschenow und Hällsten (46) über denselben Gegenstand Untersuchungen angestellt, welche im Wesentlichen auch zu gleichen Resultaten führten.

Wesentlich complicirter gestalten sich die Erfolge bei Reizung gemischter, aus antagonistisch wirkenden Fasern bestehender, centripetalleitender Nerven, wie beispielsweise des N. vagus. Schon Grützner hatte gefunden, dass Schliessung und Dauer constanter, aufsteigender Ströme, in minderem Maasse auch Oeffnung absteigender Ströme die Athmung im hemmenden, exspiratorischen Sinne beeinflusst, während Oeffnung des aufsteigenden und Schliessung des absteigenden Stromes wirkungslos bleiben. Neuerdings haben Langendorff und R. Oldag (7) diese Thatsachen einer abermaligen genaueren Untersuchung unterzogen und gezeigt, dass in der That ein auf das centrale Vagusende wirkender aufsteigender Kettenstrom „in allen Fällen die Athmung im exspiratorischen Sinne beeinflusst, d. h. entweder einen längeren exspiratorischen Stillstand herbeiführt, oder doch die Athmung durch Hervorrufung exspiratorischer Pausen verlangsamt“, und zwar ist dies nicht nur der Fall im Momente der Schliessung, sondern auch während dauernder Durchströmung. Die Oeffnung des Stromes bedingt in der Mehrzahl der Fälle eine deutliche inspiratorische Wirkung, die sich entweder nur durch eine Vertiefung der Inspiration oder durch einen kurz dauernden inspiratorischen Stillstand verräth. Die Schliessung und Dauer des absteigenden Kettenstromes fanden Langendorff und Oldag stets viel schwächer wirksam, als die des aufsteigenden, und zwar im antagonistischen Sinne, d. h. inspiratorisch, während Oeffnung des Kreises dann, wenn überhaupt, einen exspiratorischen Stillstand bedingt.

„Athmungshemmend (exspiratorisch) wirkt demnach Schliessung des aufsteigenden und Oeffnung des ab-

steigenden Kettenstromes; athmungserregend (inspiratorisch) Oeffnung des aufsteigenden und Schliessung des absteigenden Stromes."

Dieselbe (exspiratorische) Wirkung, wie durch aufsteigende Dauerströme, lässt sich bei gut betäubten Thieren auch durch unterbrochene Kettenströme gleicher Richtung erzielen, besonders wenn die Unterbrechungszahl klein und die jedesmalige Schliessungsdauer lang gewählt wird. Umgekehrt lassen sich inspiratorische Wirkungen nicht nur durch Schliessung absteigender Dauerströme, sondern vor Allem durch rhythmische Reizung bei gleicher Stromesrichtung erzielen. Eine sichere Deutung aller dieser Thatsachen ist ohne weitere Untersuchungen kaum möglich; jedenfalls aber bedarf die Annahme Langendorff's, dass „einfache galvanische Stromschwankungen und die Stromesdauer nur hemmend, oscillatorische Schwankungen aber erregend wirken", und dass „die von der unteren, distalen Elektrode ausgehende Erregung ein tetanisirendes Element enthalte", sehr der weiteren Prüfung.

Von grösstem theoretischen Interesse sind Versuche über die polare Erregung der höheren Sinnesnerven durch den Kettenstrom, bei welchen die Empfindung als Reagens der Erregung dient. Schon die älteren Galvaniker haben auf diesem Gebiete eine Fülle von Erfahrungen gesammelt, deren Deutung allerdings vielfach sehr berechtigte Zweifel wachruft. Am übersichtlichsten liegen die Verhältnisse beim Geschmackssinn. Hier wie in allen übrigen noch zu erwähnenden Fällen muss vor Allem berücksichtigt werden, dass eine isolirte Reizung des betreffenden Sinnesnerven nicht möglich ist, sondern dass unter allen Umständen die peripheren Endorgane (Sinneszellen) miterregt werden.

Als das erste und wichtigste Resultat aller älteren Versuche ist die folgende Thatsache zu bezeichnen: Wenn durch die Zunge ein elektrischer Strom geht, so hat man an der Stelle, an welcher der Strom eintritt (Anode) einen säuerlichen, an der Austrittsstelle dagegen (Kathode) einen andern Geschmack, der wohl für gewöhnlich als alkalisch bezeichnet wird, obwohl schon Volta ihn nur als etwas alkalisch, scharf, herb, sich dem bittern nähernd, beschrieb. Diese beiden Empfindungen, von denen die eine (kathodische) immer wesentlich schwächer ist als die andere (anodische), dauern so lange fort, als der Strom anhält, und erleiden beim Oeffnen des Kreises, wie schon Ritter beobachtete, eine deutliche Umkehr. Rosenthal (47) vermochte dies zwar nicht zu constatiren und fand bloss, dass der saure Geschmack nach der Oeffnung des Stromes kurze Zeit fortdauerte, der alkalische dagegen rasch verschwand. Indessen bestätigte v. Vintschgau (47) die alten Beobachtungen Ritter's, indem, wenn die Kathode auf dem Zungengrunde lag, im Momente des Oeffnens der vorwiegend säuerliche Geschmack in einen schwach metallischen überging.

Schon 1793 hatte Pfaff die Verschiedenheiten des elektrischen Geschmackes, je nach der Vertheilung der Metalle an der Zunge mit der Verschiedenheit der Zuckungen je nach deren Vertheilung an Nerv und Muskel in Zusammenhang gebracht, und in der That liegt es sehr nahe, die qualitativ verschiedenen, in gewissem Sinne antagonistischen Polwirkungen bei Reizung der empfindlichen Zungenschleimhaut direct

mit jenen zu vergleichen, welche an so vielen andern irritablen Substanzen hervortreten, umsomehr, als auch der Gegensatz zwischen Schliessungs- und Oeffnungswirkungen seine vollständige Analogie in dem Gesetze der polaren Stromwirkungen findet.

Von weiteren Einzelheiten betreffs der elektrischen Geschmacksempfindungen seien hier noch folgende Thatsachen erwähnt, welche durch neuere Untersuchungen von Laserstein (47) festgestellt wurden. Wie es individuelle Verschiedenheiten des Geschmacksinnes giebt, so zeigt sich auch die Empfindlichkeit verschiedener Individuen, sowie desselben Individuums zu verschiedenen Zeiten gegenüber dem Strome wechselnd. Wie schon auf Grund der grösseren Intensität des anodischen, sauren Geschmackes zu erwarten war, liegt der Schwellenwerth für den einsteigenden Strom (sauren Geschmack) weit niedriger als für den aussteigenden. Bei Anwendung unpolarisirbarer Elektroden ergab sich als Schwellenwerth des Stromes für sauren Geschmack etwa $^1/_{156}$ Milli-Ampère. Dieser sehr niedrige Betrag wird zweifellos durch die hohe specifische Erregbarkeit des Geschmacksorganes für constante Ströme bedingt, in welcher Hinsicht dasselbe alle anderen Sinnesorgane bei Weitem übertrifft. Stromesschwankungen erzeugen keine deutliche Verstärkung der Geschmacksempfindungen.

Bezüglich der Erklärung des elektrischen Geschmackes gehen die Ansichten noch immer ziemlich auseinander. Hier ist offenbar vor Allem eine Frage von principieller Bedeutung zu entscheiden: Rühren die Geschmacksempfindungen her von einer unmittelbaren Reizung der Geschmacksnerven durch den elektrischen Strom, oder werden sie indirect durch elektrolytische Zersetzung der Mundflüssigkeit bedingt? Bekanntlich werden, wenn ein elektrischer Strom durch eine Flüssigkeit geht, welche Salze der Alkalien enthält — und die Mundflüssigkeit, welche die Zungenschleimhaut durchfeuchtet, ist eine solche —, die Salze in der Art zersetzt, dass die Säuren an der Anode, die Alkalien aber, welche sich sogleich oxydiren, an der Kathode frei werden. Das Vorhandensein freier Säure am positiven, freien Alkalis am negativen Pole würde also auf eine sehr einfache Weise den sauren Geschmack im ersten, den alkalischen im zweiten erklären. Nun könnte man gegen diese Auffassung die Thatsache geltend machen wollen, dass die elektrischen Geschmacksempfindungen auch in dem Falle auftreten, wenn der Strom nicht durch metallische Elektroden ein- und austritt, wobei ja unzweifelhaft Elektrolyse stattfindet, sondern der Zunge durch andere Elektrolyte oder unpolarisirbare Elektroden zugeleitet wird; derartige Versuche sind schon von Monro, Volta und neuerdings wieder von Rosenthal (47) angestellt worden.

„Rosenthal liess zwei Personen sich mit der Zungenspitze berühren, die eine hielt mit feuchter Hand den positiven, die andere, ebenfalls mit feuchter Hand, den negativen Pol einer Kette: die erste Person hatte einen alkalischen, die zweite einen sauren Geschmack. In diesem Falle befinden sich beide Personen unter ganz gleichen Bedingungen bis auf die Richtung des Stromes in ihren Zungen, dieser ist in beiden entgegengesetzt, und beide haben entgegengesetzte Empfindungen, obgleich ihre Zungen sich berühren, und somit dieselbe capilläre Flüssigkeitsschicht, die eine wie die andere Zunge bedeckt. — Ausserdem hat Rosenthal durch den Körper und durch die Zungen-

spitze den Strom einer aus 1—4 Elementen bestehenden Daniell'schen Kette circuliren lassen, jedoch in der Art, dass beide Pole aus Zinkplatten bestanden und in zwei mit Zinkvitriol gefüllte Gefässchen tauchten; diese standen durch heberförmige Röhren mit zwei andern Gefässen in Verbindung, von denen das eine mit gesättigter Kochsalzlösung, das andere mit destillirtem Wasser gefüllt war. Aus letzterem ragte ein ebenfalls mit destillirtem Wasser getränkter Fliesspapierbausch hervor. Wurde nun die eine Hand in die Chlornatriumlösung getaucht und mit der Zungenspitze der Fliesspapierbausch berührt, so ging der Strom entweder von der Zunge zum Bausch, oder umgekehrt, was man durch einen im Kreise befindlichen Stromwender in seiner Gewalt hatte. Auf den Papierbausch wurde ein Stückchen rothes Lackmuspapier derart gelegt, dass die Zunge beide berührte. Das rothe Papier wird bei der Berührung mit der alkalischen Mundflüssigkeit schwach gebläut, das blaue bleibt unverändert. Beim Schliessen des Stromes entsteht eine deutliche Geschmacksempfindung, aber die Farbe der beiden Papierchen bleibt unverändert, mag nun der Strom in der einen oder in der andern Richtung hindurchgehen." (v. Vintschgau l. c.)

Gegen die Beweiskraft dieser Versuche, welche zeigen sollen, dass der elektrische Geschmack nicht von der Elektrolyse der Mundflüssigkeit abhängt, sondern einer directen Erregung der Geschmacksnerven entstammt, lassen sich jedoch gewichtige Bedenken geltend machen. Vor Allem ist daran zu erinnern, dass, wie Du Bois Reymond zeigte, eine Polarisation an der Grenze ungleichartiger Elektrolyte existirt (Ges. Abh. I. p. 1), und dass hierbei unter geeigneten Umständen in der That sogar Säure und Alkali auftreten kann (Hermann 48). Es steht daher nichts im Wege, den elektrischen Geschmack auf elektrolytische Processe innerhalb des Zungengewebes zu beziehen, gleichgiltig, wie immer auch die Zuleitung des Stromes erfolgen mag. Von diesem Gesichtspunkt aus verliert auch der Versuch von Volta mit dem zinnernen, mit Lauge gefüllten Becher (34, III. 2. p. 185) durchaus alle Beweiskraft, die von Hermann (l. c.) auch dem zweiten der oben angeführten Rosenthal'schen Versuche abgesprochen wird. Gleichwohl dürfte die elektrolytische Theorie nicht haltbar sein, wie insbesondere die Resultate der elektrischen Erregung anderer Sinnesorgane, sowie die gegensinnigen Nachempfindungen nach Oeffnung des Stromes bei Reizung der Zunge beweisen. Auf die letztere Schwierigkeit weist auch Hermann (l. c. p. 538) hin, indem er bemerkt, dass im Momente der Oeffnung eines aussteigenden Stromes zwar ein in die polarisirten Organe einsteigender Depolarisationsstrom frei wird, derselbe kann aber nur vorhandenes Alkali neutralisiren, nie aber Säure bilden und daher auch keinen sauren Nachgeschmack an der Kathode erzeugen, der aber thatsächlich auftritt.

Suchen wir uns nun von dem Standpunkte aus Rechenschaft über die in Rede stehenden Erscheinungen zu geben, dass es sich dabei um die Folgen directer polarer Erregung nervöser Theile handelt, so begegnen wir als erster Schwierigkeit der, zu entscheiden, welche Theile primär durch den in wechselnder Richtung fliessenden Strom gereizt werden. Einen bedeutsamen Beitrag zur Lösung dieser Frage hat Laserstein in seiner schon erwähnten Arbeit geliefert. Bekanntlich besitzt das Cocaïn die merkwürdige Eigenschaft, dass es die Erregbarkeit der meisten peripheren, sensiblen Nervenendigungen aufhebt;

dies gilt auch für das Geschmacksvermögen. Bei Laserstein wurde dasselbe durch Cocaïn nicht völlig beseitigt; es verschwand zuerst für Bitter und Süss, dann auch für Salzig, dagegen nicht ganz für Sauer, obwohl es auch hier enorm vermindert war. Dem entsprechend blieb nun auch eine Spur des sauren elektrischen Geschmacks bei einsteigendem Strom bestehen, jedoch musste hier der volle Strom eines Daniell verwendet werden, während vor der Einpinselung ein Strom von 5000 Ohm Haupt- und 210 Nebenschliessungswiderstand genügt hatte. Bei Hermann selbst hob Cocaïn jeden und so auch den elektrischen Geschmack gänzlich auf. Aus diesem Versuch ergiebt sich vor Allem, dass diejenigen Gebilde, auf deren Veränderung durch den Strom der Geschmack beruht, in der äussersten Peripherie zu suchen sind. Bei der Schwäche der zur Hervorrufung ausreichenden Intensitäten im Vergleich zu andern physiologischen Dauerwirkungen des Stromes kann nur unmittelbar unter der Elektrode die Dichte als gross genug betrachtet werden. Handelte es sich um Durchströmung der Stämme, so müssten jedesmal noch andere Empfindungen im Bereiche der Kopfnerven sich beimischen. Ferner kann nur unmittelbar unter der Elektrode von orientirter Durchströmung von Nervenfasern oder Endorganen die Rede sein, und so wird es auch begreiflich, dass, wenn beide Elektroden der Zunge anliegen, unter der einen sauer, unter der andern alkalisch geschmeckt wird. Der elektrische Geschmack beruht also ganz sicher ausschliesslich auf der Durchströmung der Endorgane oder der letzten in die Schleimhaut einstrahlenden Nervenfaserendigungen. Stellt man sich auf den Boden des Gesetzes der specifischen Energien, wonach jeder Sinnesnerv, wo und wie immer er gereizt werden möge, stets nur ein- und dieselbe specifische Empfindung erzeugt, so steht offenbar das Resultat der elektrischen Reizung der Zunge damit im Allgemeinen in Uebereinstimmung und wird auch gewöhnlich als ein Beweis für die Richtigkeit des genannten Princips angeführt. Wenn man dasselbe freilich in aller Strenge festhalten will und alle Nervenfasern bloss als gänzlich indifferente Erregungsleiter betrachtet, ihre Wirkungsdifferenzen nur durch die centralen oder peripheren Endorgane bedingt sein lässt, dann muss die Thatsache befremdend erscheinen, dass beide Stromesrichtungen durch ihre erregenden Wirkungen auf die Nerven oder deren Endorgane in der Zunge verschiedene Empfindungen hervorrufen. Mag man nun annehmen, dass z. B. der aufsteigende Strom ausschliesslich oder hauptsächlich die sauer empfindenden Fasern erregte, was sicher höchst unwahrscheinlich ist, oder dass die Wirkung des aufsteigenden Stromes in jeder Faser eine andere als die des absteigenden ist, stets ergiebt sich ein Widerspruch mit dem Gesetze der specifischen Energie, wenn man dasselbe in dem herkömmlichen Sinne auffasst. Dagegen hat es keinerlei Schwierigkeiten, die Thatsachen mit der Theorie in Einklang zu bringen, ja es erscheinen dieselben sogar als eine nothwendige Consequenz der letzteren, wenn man die Folgen der polaren Erregung der Geschmacksnervenenden in Parallele stellt mit den antagonistischen Polwirkungen des elektrischen Stromes an anderen irritablen Substanzen (Muskeln, Nerven). Dann handelt es sich nur noch um einen einzigen Punkt, bezüglich dessen die Erfolge der elektrischen Erregung von centrifugalleitenden Nerven und Muskeln sich von jenen der Sinnesnerven unterscheiden, nämlich darum, dass letzterenfalls die Erfolgs-

organe (centrale Ganglienzellen) sowohl auf die an der Kathode wie auf die an der Anode ausgelösten Veränderungen mit qualitativ verschiedenen (antagonistischen) Empfindungen reagiren, woraus unmittelbar folgt, dass die centripetalleitenden Nervenfasern beiderlei einander entgegengesetzte Veränderungen geleitet haben mussten.

Im Sinne der von Hering entwickelten Anschauungen kann man annehmen, dass ein sensibler Nerv zu entgegengesetzten Empfindungen Anlass giebt, wenn entweder die dissimilatorischen oder assimilatorischen Processe ins Uebergewicht kommen (vergl. Hermann, Pflüger's Arch. 49, p. 536): nimmt man weiter an, dass das erstere stets und zwar dauernd an der Kathode, das letztere an der Anode der Fall ist, so lassen sich die Erscheinungen des elektrischen Geschmackes in einfachster Weise erklären, ohne das Princip der specifischen Energie zu verletzen. Wie wir sehen werden, ordnen sich dann auch die Erscheinungen der elektrischen Reizung anderer Sinnesorgane völlig ungezwungen ein, indem es, wie auch Hermann (l. c. p. 537) hervorhebt, keinerlei Schwierigkeiten hat, von dem erwähnten Standpunkte aus entgegengesetzte Empfindungen aus entgegengesetzten Stromesrichtungen herzuleiten. Nur muss man in den meisten Fällen an die peripheren Endorgane anknüpfen, da entsprechend den Versuchsbedingungen in der Regel nur diese merklich polarisirt werden können; der einsteigende Strom würde die assimilatorische, der aussteigende die dissimilatorische Veränderung zum Ueberwiegen bringen; immer aber wird angenommen werden müssen, dass die elektropolaren Empfindungen zu einander in einem complementären oder, was auf dasselbe herauskommt, in einem Contrastverhältniss stehen (Hermann l. c.)

Dies geht noch viel deutlicher als beim Geschmackssinn aus Versuchen über die elektrische Erregung des Auges hervor. Aus der neuesten zusammenfassenden Darstellung von Helmholtz (49) hebe ich insbesondere folgende Thatsachen hervor.

Wird das Auge durch Stromschwankungen von genügender Intensität gereizt, indem man etwa die eine Elektrode an die Stirn oder auf die geschlossenen Augenlider legt, während die andere im Nacken liegt, so entstehen mehr oder weniger starke Lichtblitze, welche das ganze Gesichtsfeld überziehen und bei Anwendung galvanischer Ströme sowohl bei der Schliessung wie bei der Oeffnung hervortreten können.

Um die dauernde Wirkung eines gleichmässig anhaltenden Stromes wahrzunehmen, bedarf es im Allgemeinen stärkerer Ströme, als zur Erzeugung der Schliessungs- oder Oeffnungsblitze. Um diese, sowie auch das Muskelzucken bei Schliessung und Oeffnung des Stromes zu vermeiden, fand es Helmholtz vortheilhaft, am Rande des Tisches, neben welchen sich der Experimentirende setzt, zwei mit Pappe, die mit Salzwasser getränkt ist, umwickelte Metallcylinder hinzulegen, die mit den beiden Polen einer Daniell'schen Batterie von 12—24 Elementen verbunden sind. Man stützt zuerst die Stirne fest auf einen der Cylinder und berührt dann mit der Hand den anderen, wobei man durch langsames Anlegen der Hand erreichen kann, dass die Wirkungen der Stromesschwankungen sehr gering sind. Die Stromesrichtung lässt sich wechseln, indem man die Stirne bald auf den einen, bald auf den andern Cylinder legt. „Wenn ein schwacher aufsteigender Strom durch den Sehnerven geleitet wird, wird das dunkle Gesichtsfeld der geschlossenen Augen heller als vorher und nimmt eine weiss-

lich-violette Farbe an. In dem erhellten Felde erscheint in den ersten Augenblicken die Eintrittsstelle des Sehnerven als eine dunkle Kreisscheibe. Die Erhellung nimmt schnell an Intensität ab und verschwindet ganz bei der Unterbrechung des Stromes; dafür tritt nun, im Gegensatz zu dem vorausgegangenen Blau, mit der Verdunkelung des Gesichtsfeldes auch eine röthlich-gelbe Färbung des Eigenlichtes der Netzhaut ein." „Bei der Schliessung der entgegengesetzten, absteigenden Stromesrichtung tritt der auffallende Erfolg ein, dass das nur mit dem Eigenlicht der Netzhaut gefüllte Gesichtsfeld im Allgemeinen dunkler wird, als vorher, und sich etwas röthlich-gelb färbt; nur die Eintrittsstelle des Sehnerven zeichnet sich als eine helle blaue Kreisscheibe auf dem dunklen Grunde ab. Bei Unterbrechung dieser Stromesrichtung wird das Gesichtsfeld wieder heller und zwar bläulichweiss beleuchtet, und der Sehnerveneintritt erscheint dunkel." Andere Beobachter haben die Erscheinungen zum Theil etwas anders beschrieben, und findet man eine Uebersicht der Angaben von Ritter, Purkinje, Helmholtz, Brenner in der beistehenden, von Rossbach zusammengestellten Tabelle.

Stromzustand.	Ritter.	Purkinje.	Helmholtz.	Brenner.
1) Anode auf dem Auge oder aufsteigende Stromrichtung.				
Schliessung der Kette.	Grössere Helligkeit des Sehfeldes (Eintritt des positiven Licht-Zustandes), Empfindung glänzender blauer Farbe, Blitz.	Wahrnehmung eines Lichtscheines, der sich wie ein gelblicher Dunst über einen schwarzen Hintergrund zieht. An der Eintrittsstelle des Sehnerven eine hellviolette lichte Scheibe; im Axenpunkt des Auges ein rautenförmiger dunkler Fleck, mit einem rautenförmigen gelblichen Lichtbande umgeben, auf welches ein finsterer Zwischenraum und noch ein etwas schwächer leuchtendes gelbliches Rautenband folgt; die äusserste Peripherie des Lichtfeldes hat einen schwachen lichtvioletten Schein.	Bei schwachem Strom wird das dunkle Gesichtsfeld der geschlossenen Augen heller als vorher und nimmt eine weisslich-violette Farbe an; in dem erhellten Felde erscheint in den ersten Augenblicken die Eintrittsstelle des Sehnerven als eine dunkele Kreisscheibe.	Im Grunde des Auges erscheint eine gelbgrüne Scheibe auf dunkelem Hintergrunde, welche umgeben ist von einem im Anfang der Erscheinung grösseren und glänzenderen, hell himmelblau gefärbten Hofe. Das plötzliche Auftreten dieses im ersten Moment glänzenderen und grösseren Hofes macht den Eindruck eines Blitzes.

Stromzustand.	Ritter.	Purkinje.	Helmholtz.	Brenner.
Während des Geschlossenseins d. Kette.	Der posit. Lichtzustand dauert so lange an, als die Kette geschlossen bleibt.	—	Die Erhellung nimmt schnell an Intensität ab.	Der hell himmelblaue Hof verkleinert sich immer mehr, wird matter und verschwindet endlich ganz. Die centrale Erscheinung dauert etwas länger, verschwindet aber schliesslich ebenfalls.
Oeffnung der Kette.	Es entsteht die Empfindung rother Farbe (Verdunkelung des Sehfeldes, negativer Licht-Zustand) und wieder ein Blitz.	Es kehren sich die Farben um; die vorher centrale Farbenempfindung wird zur peripheren, die periphere zur centralen.	Es tritt im Gegensatz zum vorausgegangenen Blau mit der Verdunkelung des Gesichtsfeldes auch eine röthlichgelbe Färbung des Eigenlichtes der Netzhaut ein.	Es entsteht das umgekehrte Bild der Schliessung, nämlich hellblaues Centrum, gelbgrüner Hof, von welchem Brenner jedoch nur das himmelblau gefärbte Centrum mit Sicherheit zu erkennen vermag.
Nach der Oeffnung.	Beharrender negativer Lichtzustand. Allmäliges Zurückgehen aller Erscheinungen auf Null.	—	—	—

2) Kathode auf dem Auge oder absteigende Stromrichtung.

Schliessung der Kette.	Verdunkelung d. Sehfeldes (negativer Licht-Zustand). — Blitz. — Rothe Farbe.	Umkehr der obigen (Anodenschliessungs-) Erscheinung; Erleuchtung des Axenpunktes, Verdunkelung d. Nerveneintritts; an der Eintrittsstelle des Sehnerven ist ein finsterer kreisrunder Fleck mit einem hellvioletten Scheine umgeben; im Axenpunkt des Sehfeldes eine glänzende hellviolette Rautenfläche. Das Lichtviolett deckt in dieser	Das nur mit dem Eigenlicht der Netzhaut erfüllte Gesichtsfeld wird im Allgemeinen dunkler als vorher u. färbt sich etwas röthlichgelb; nur die Eintrittsstelle d. Sehnerven zeichnet sich als eine helle blaue Kreisscheibe auf dem dunklen Grunde ab, von welcher Scheibe häufig auch nur die der Mitte des Gesichtsfeldes zugekehrte Hälfte erscheint.	Das Centrum der Scheibe wird glänzend himmelblau, die Färbung des Hofes ist gelbgrün.

Strom-zustand.	Ritter.	Purkinje.	Helmholtz.	Brenner.
		Erscheinung den Grund vollkommen, während das gelbliche Licht, selbst bei den höchsten Stromstärken, nur wie der Ueberzug eines schwachen Firnisses erscheint, wie wenn eine gelbe Saftfarbe auf schwarzen Grund aufgetragen wäre.		
Während des Geschlossenseins d. Kette.	Beharrender negativer Lichtzustand, rothe Farbe.	—	—	Die obige Erscheinung hält eine Zeit lang an, wird dann immer matter, um schliesslich ganz zu verschwinden; die centrale Erscheinung überdauert auch hier die periphere.
Oeffnung der Kette.	Aufhören des negativen Lichtzustandes und Uebergang in d. positiven. Blitz, blaue Farbe.	—	Das Gesichtsfeld wird wieder heller und zwar bläulich-weiss beleuchtet, und der Sehnervenaustritt erscheint dunkel.	Umkehr der obigen Bilder, in der Peripherie ein hellblaues Aufleuchten, im Centrum eine gut erkennbare gelb-grüne Scheibe.

Bei sehr starken Strömen fand Helmholtz „ein wildes Durcheinanderwogen von Farben“, in welchem keine Regel zu entdecken war.

„Die elektrische Reizung lässt sich auch auf einzelne Theile der Netzhaut beschränken, wenn sie auch nicht örtlich scharf begrenzt werden kann. Diese Erscheinungen sind in ihren wesentlichen Zügen schon von Purkinje beschrieben worden. Helmholtz bildete den einen Zuleiter aus einem dünnen Cylinder von Badeschwamm, der um ein Kupferstäbchen mit isolirendem Handgriff festgebunden und reichlich mit Salzwasser getränkt war. Die andere Elektrode legt man in den Nacken oder fasst sie mit der linken Hand und berührt mit dem Schwamm die Haut neben dem äusseren oder inneren Augenwinkel, während man unter den geschlossenen Augenlidern das Auge hin und her bewegen kann. Ist der Schwamm die positive Elektrode, so dringt der elektrische Strom auf der ihm zugewendeten Seite des Auges durch die Netzhaut von aussen nach innen, auf der abgewen-

deten von innen nach aussen; umgekehrt, wenn der Schwamm negative Elektricität zuleitet. Dabei zeigt sich, dass die von aussen nach innen durchflossene Hälfte der Netzhaut Dunkel empfindet, die von innen nach aussen durchflossene dagegen Helligkeit. Zu beachten ist, dass diese Empfindungen vom Beobachter immer in die gegenüberliegende Hälfte des Gesichtsfeldes verlegt werden, als wäre diese elektrische Helligkeit von aussen kommendes Licht. Unter dieselben Regeln fallen auch die Erscheinungen, welche man beobachtet, wenn man die Elektrode vorn auf die von den Lidern bedeckte Hornhaut setzt. Dann giebt eine positive Elektrode Strom von innen nach aussen durch die ganze Netzhaut, und diese sieht hell." Die Eintrittstelle des Sehnerven zeigte Helmholtz stets den entgegengesetzten Zustand des Feldes, in dem sie liegt.

„Tritt nun positive Elektricität auf der Schläfenseite in das Auge ein, so ist der periphere Theil der Netzhaut von aussen nach innen, d. h. von den Zapfen zu den Ganglienzellen, durchströmt und sieht dunkel. Die nach der Schläfenseite gerichteten Faserzüge des gelben Fleckes aber werden von den Ganglienzellen zu den Zapfen durchströmt und sehen hell. In diesem Sinne kann man die beobachteten Erscheinungen zusammenbegreifen in der Regel: Elektrische constante Durchströmung der Netzhaut in der Richtung von den Zapfen zu den zugehörigen Ganglienzellen giebt die Empfindung von Dunkel; die entgegengesetzte Durchströmung giebt die Empfindung von Hell."

Wir sehen also hier fast noch deutlicher als beim Geschmacksorgan den Antagonismus der Empfindungen bei gegensinniger Durchströmung derselben Endorgane des Sehnerven. Eine andere Deutung als die aus der verschiedenen Wirkung der beiden Pole dürfte in diesem Falle kaum denkbar sein.

Von einer geordneten, in bestimmter Richtung erfolgenden Durchströmung der Endapparate des Hörnerven kann naturgemäss kaum die Rede sein. Brenner (27), dem wir die ausgedehntesten Versuche über diesen Gegenstand verdanken, setzte die eine Elektrode (die indifferente) irgendwo in grösserer Entfernung von den Ohren (Hinterkopf, Brust, Hand) auf, während die andere, deren Wirkung untersucht werden soll, entweder in Gestalt eines dünnen Drahtes in den mit Wasser gefüllten Gehörgang eingeführt oder in Form eines kleinen, mit angefeuchtetem Flanell überzogenen Knopfes neben dem Gehörgang auf die Haut angedrückt wird.

Ist dann die wirksame Elektrode die Kathode, so hört man bei Anwendung constanter Ströme von mässiger Stärke bei der Schliessung einen Klang, der sich während der Schliessungsdauer allmählich verliert; Oeffnung des Stromkreises erzeugt keinerlei Gehörsempfindung. Umgekehrt bleibt die Schliessung erfolglos, wenn die Anode am Ohre liegt, während dann die Oeffnung von einer Klangempfindung begleitet ist, die in der Regel schwächer ist, als jene der Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes. Durch Wendung von der Anode auf die Kathode gelingt es, Gehörssensationen bei einer Stromstärke zu erzeugen, bei welcher eine einfache Kathodenschliessung reactionslos bleibt (Volta'sche Alternative). Auch Stromesschwankungen, welche nicht von Null, sondern von irgend einem endlichen Werth der Stromstärke ausgehen, erzeugen analoge Schallempfindungen.

In Bezug auf den Charakter der ausgelösten galvanischen Gehörempfindung gilt die Regel, dass es sich bei gut angestellten Versuchen mit nicht zu starken Strömen immer um einen echten musikalischen Klang handelt. Nach Kiesselbach (49) würde die Höhe desselben der des Eigentons seines Ohres entsprechen. Da dies auch für die Höhe des subjectiven Klanges gilt, welchen man beim sogenannten Ohrenklingen hört, so vermuthet Rosenthal (l. c.), „dass man bei gleichzeitiger schwacher Erregung sämmtlicher Hörnervenfasern stets diesen Ton aus der Gesammtzahl heraushört, weil man sozusagen an ihn am meisten gewöhnt ist."

Auch über die elektrische Erregung der Hautsinnesnerven finden sich schon bei Ritter sehr weitgehende Angaben, unter denen besonders die Thatsache hervorzuheben sein dürfte, dass ein aufsteigender Strom während seiner Schliessung Wärme, ein absteigender dagegen Kältegefühl erzeugt. Auch Du Bois-Reymond fühlte bei Anwendung einer Zink-Kupfersäule von 150 Paaren, deren Pole in Becken mit Kochsalzlösung endeten, in welche die Hände getaucht wurden, „Fluthen von Wärme und Schauer von Kälte die Arme bis zu den Schultern herauf abwechselnd anhauchen oder überrieseln"; doch vermochte er sich nicht zu überzeugen, dass der eine Arm vorzugsweise Wärme, der andere Kälte empfand. Goldscheider (49) constatirte dagegen schon von 12 Elementen an Wärmegefühl im Arm der Anode, vermisste aber Kälte am andern Arm.

Polare Wirkung sehr kurzdauernder Ströme. (Inductionsschläge.)

Schon mehrfach fand die Thatsache Erwähnung, dass zur Auslösung einer wirksamen elektrischen Erregung irritabler Substanzen der Strom während einer gewissen Dauer, deren absoluter Werth je nach der Natur der erregbaren Gebilde innerhalb weiter Grenzen wechselt, einwirken muss. Dies gielt vor Allem für die Oeffnungserregung durch den Kettenstrom, deren Zustandekommen ausser einer genügenden Intensität auch eine ausreichende Schliessungsdaner zur Voraussetzung hat, indem der anelektrotonische Zustand, d. i. die anodischen Strom-Veränderungen, an deren Schwinden sich jene knüpft, nur dann eine genügende Entwicklung erreichen. In diesem Falle kann es bei indirecter Muskel-Reizung nicht zweifelhaft sein, dass die Entwicklung eines hinreichend starken Anelektrotonus im Nerven selbst so lange Zeit beansprucht; dagegen giebt es Fälle, wo man fragen könnte, ob die Unwirksamkeit eines Schliessungs-Reizes bei Anwendung von Strömen kurzer Dauer auf einer Eigenschaft des Nerven oder des mit ihm zusammenhängenden Endorganes (Muskels) beruht. Findet man beispielsweise einen einzelnen Stromstoss oder Inductionsschlag wirksam, wenn er auf den Nerv eines quergestreiften Muskels applicirt wird, dagegen unwirksam, wenn er auf motorische Fasern glatter Muskeln einwirkt, so liegt es ja sehr nahe, anzunehmen, dass die Schuld für das Ausbleiben der Contraction im letzteren Falle nur am Muskel liegt, d. h. dass eine Erregung im Nerven abläuft, vielleicht ebenso gross und gleich geartet wie im ersten Falle, aber nicht gross genug oder überhaupt ungeeignet, das trägere Gebilde zu

erregen. Allein man könnte doch auch Verschiedenheiten der Nerven selbst mit verantwortlich machen wollen.

Wie dem auch sei, jedenfalls werden bei Anwendung sehr kurzdauernder Ströme die Erscheinungen des Zuckungsgesetzes auch in dem Falle erhebliche Abweichungen zeigen müssen, wenn man selbst möglichst rasch reagirende Nerv-Muskel-Präparate verwendet. Vor Allem lässt das Pflüger'sche Erregungsgesetz erwarten, dass sehr kurze Ströme keine Oeffnungs-Zuckung bewirken, und in der That zeigen dies viele Thatsachen. So wurde schon früher gezeigt, dass Inductionsströme, welche der Theorie nach eine doppelte Erregung bedingen sollten, da sie gleichsam aus Schliessung und Oeffnung bestehen, am quergestreiften Muskel bei nicht zu grosser Intensität nur kathodisch wirken, und innerhalb gewisser Grenzen der Stromstärke gilt dasselbe sicher auch für die indirecte Muskel-Reizung vom Nerven aus. Andererseits ist es ebenso bekannt, dass stärkere Inductionsströme, wenn sie auf curarisirte Muskeln wirken, auch an der Eintrittsstelle (Anode) Veränderungen erzeugen, welche, wenn sie sich auch nicht immer als sichtbare Gestaltveränderungen äussern, doch wohl nicht anders gedeutet werden können, wie als Folgen einer Oeffnungs-Erregung. Es gehören hierher insbesondere die positiven anodischen Polarisations-Ströme, welche als Nachwirkung der Erregung durch einzelne Inductionsschläge hervortreten. Für den Nerven kann man ebenso wie beim Muskel vermittels aller jener bereits beschriebenen Methoden, welche den Beweis der polaren Wirkung des Kettenstromes liefern, zeigen, dass auch Stromstösse und einzelne Inductionsschläge innerhalb gewisser Intensitätsgrenzen nur an der Kathode Erregung bewirken, und dass daher die so ausgelösten Muskel-Zuckungen stets nur als Schliessungszuckungen zu deuten sind. Auf den Vorschlag von Fick stellte Lamansky (50) Versuche an, bei welchen nach dem von Bezold für Kettenströme benützten Princip aus der Differenz der Latenzstadien bei Anwendung auf- und absteigender Inductionsströme auf den Ort der Reizung geschlossen werden sollte. In der That zeigte sich, dass für die aufsteigende Richtung die Latenzzeit länger war, als für die absteigende. v. Vintschgau (51) zeigte hierauf, dass bei Anwendung maximaler oder nahezu maximaler Inductionsströme dieser Unterschied der Latenzstadien erheblich grösser ist, als bei Reizung mit schwachen Strömen, und ist geneigt, dies auf Verschiedenheiten der räumlichen Ausdehnung und relativen Intensität der durch den Strom bedingten elektrotonischen Veränderungen der Nerven zu beziehen.

Sehr anschaulich lässt sich die polare Wirkung inducirter Ströme auch durch den Unterschied der Reizerfolge demonstriren, welche bei verschiedener Richtung der ersteren an markhaltigen Nerven hervortreten, deren Erregbarkeit im Bereiche der centralwärts gelegenen Elektrode herabgesetzt ist (Biedermann 30). Die hierher gehörigen Thatsachen wurden schon von Harless richtig erkannt, indem er fand, dass nach dem Auftragen von Ammoniak auf einen Theil der intrapolaren Nervenstrecke „selbst der an sich wirksamere Oeffnungsschlag nach der Ammoniakwirkung erfolglos wird, wenn er den Nerv mit der früheren Stärke in aufsteigender Richtung trifft", während dann der in umgekehrter Richtung den Nerv durchsetzende Schliessungsschlag sich wirksam erweist. Niemals aber erfolgt bei gleichem Rollenabstand Erregung, wenn bei aufsteigender Stromes-

richtung der kathodische Abschnitt durch Ammoniak oder irgend ein anderes entsprechend wirkendes Mittel unerregbar gemacht wurde, so dass der Erregungsvorgang nur von der Kathode ausgehen kann. Es beweist dieser Umstand abermals, dass durch inducirte Ströme von gewisser Intensität nur Kathodenerregung ausgelöst wird. Sehr leicht ist es auch, sich am Warmblüternerven unmittelbar nach der Durchschneidung und ohne irgend einen vorbereitenden Eingriff von der Richtigkeit der vorstehenden, sich auf den Froschnerven beziehenden Angaben zu überzeugen. Man braucht nur zwei unpolarisirbare Elektroden einerseits an den frischen Querschnitt, andererseits an eine etwa 1 Ctm. tiefer gelegene Stelle eines Kaninchen-Ischiadicus anzulegen, um bei Reizung mit einzelnen nicht zu starken Inductionsschlägen zu beobachten, dass nur in dem Falle eine Zuckung ausgelöst wird, wenn die Ströme im Nerven absteigend gerichtet sind. Unter Umständen hat dieses bemerkenswerthe Verhalten auch eine methodische Bedeutung, denn es ist klar, dass, wenn man irgend einen Nervenabschnitt, innerhalb dessen an jedem Punkte annähernd gleiche Erregbarheit vorausgesetzt werden darf, mit Wechselströmen reizt, bei einem gewissen Rollenabstand sowohl jeder einzelne Schliessungsschlag als auch jeder Oeffnungsschlag wirken muss. Dies wird aber nicht mehr der Fall sein, wenn man das Schnittende eines Warmblüternerven reizt. Denn dann werden eben nur die absteigend gerichteten Ströme Erregung auslösen, also je nach der Richtung des primären Stromes entweder nur die Schliessungsschläge oder nur die Oeffnungsschläge. Bei grösserem Rollenabstand aber, wo sich schliesslich die erregende Wirkung der Oeffnungsinductionsströme allein geltend macht, wird ein Reizerfolg überhaupt nur dann zu erwirken sein, wenn jene in absteigender Richtung den Nerven durchsetzen, so dass man also bei einer und derselben Elektrodenstellung und gleichbleibendem Rollenabstand je nach der Richtung des primären Stromes das eine Mal einen deutlichen Reizerfolg beobachtet, während derselbe andernfalls vollständig fehlen kann. Auch die von Fick (52) beobachtete Thatsache, dass die Wirkung eines Inductionsschlages nur dann verstärkt wird, wenn seine Kathode, nicht wenn seine Anode in den katelektrotonischen Bereich eines polarisirenden Kettenstromes fällt, muss als ein directer Beweis für die polare kathodische Wirkung inducirter Ströme gelten. Wenn daher Pflüger seiner Zeit glaubte, die Gesammterregbarkeit der intrapolaren Strecke messen zu können, indem er einen Inductionsschlag während des bestehenden polarisirenden Stromes durch dieselbe schickte, so war dies nur unter der Voraussetzung richtig, dass der Inductionsstrom die ganze Strecke gleichzeitig erregt. Pflüger nahm den Inductions-Strom stets von gleicher Richtung mit dem polarisirenden, untersuchte also in Wirklichkeit jedesmal die Erregbarkeit an der Kathode (auf welche die Kathode des inducirten Stromes fiel); sein Resultat, dass schwache polarisirende Ströme die Wirkung des (gleichgerichteten) Inductions-Stromes verstärken, starke sie rasch vermindern bezw. aufheben, erklärt sich ebenso wie die analogen Thatsachen bei directer Muskel-Reizung. Es zeigen diese Erfahrungen zugleich, dass blosse Schwankungen der Dichte des Stromes im Nerven (wie auch im Muskel) in analoger Weise erregend wirken können, wie das Entstehen oder Verschwinden des Stromes vom Werthe Null aus (Schliessung oder Oeffnung des Kreises). Später ist die Frage, welchen Einfluss bei plötzlichen Intensitätsschwankungen

der während der Schliessung an der Kathode, nach der Oeffnung an der Anode bestehenden („elektrotonischen") Veränderungen des Nerven auf die Auslösung einer Muskelzuckung die absolute Höhe der bereits bestehenden polaren Veränderungen besitzt, des Oefteren untersucht worden, so insbesondere von O. Nasse (53) und Hermann (53); (vergl. auch Du Bois-Reymond 53). Der Erstere erzeugte mittels eines Fallapparates, welcher einen durch ein Rheochord abgezweigten Zuwachsstrom schloss oder öffnete, eine auf den schon bestehenden Kettenstrom superponirte positive oder negative Intensitätsschwankung. Es ergab sich für positive Schwankungen absteigender Ströme bei schwachen Bestandströmen erhöhte, bei stärkeren verminderte Wirkung, dagegen für negative Schwankungen aufsteigender Ströme bei jeder Stärke des Bestandstromes herabgesetzte Wirkung. Hermann fasst das Resultat seiner nach der erwähnten Eckhardt-Pflüger'schen Methode angestellten Untersuchungen in dem Satze zusammen, dass die Wirkung eines gegebenen Inductionsstromes (wie auch beim Muskel) durch gleichgerichtete Bestandströme (wenn diese nicht eine gewisse Grenze der Intensität überschreiten) erhöht, durch entgegengesetzte herabgesetzt wird (bis zur Annullirung). Da, wie Hermann ausführt, Verstärkung eines gleichgerichteten Stromes gleichbedeutend ist mit Schliessung eines gleichgerichteten oder Oeffnung eines entgegengesetzten, sowie plötzliche Schwächung eines Stromes der Schliessung eines entgegengesetzten resp. Oeffnung eines gleichgerichteten Stromes entspricht, so dass im ersteren Falle der Ort der Erregung auf schon bestehenden Katelektrotonus, andernfalls dagegen auf bestehenden Anelektrotonus fällt, so erscheint das Versuchsresultat bei indirecter wie bei directer Muskelreizung von den gleichen Gesichtspunkten aus verständlich.

Wenn somit für schwache inducirte Ströme die ausschliesslich kathodische Reizwirkung als sicher stehend zu betrachten ist, so muss andererseits die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit zugegeben werden, dass für starke die, wenn auch noch so kurze, Stromesdauer zur Entwicklung eines genügenden Anelektrotonus doch hinreichen könnte, um auch dem absteigenden Theil eine Erregungswirkung zu verleihen. Hierauf deuten schon gewisse Beobachtungen von Fick, Lamansky u. A. hin. Dieselben beziehen sich zunächst auf ein eigenthümliches Verhalten der Zuckungs-Höhen bei indirecter Muskel-Reizung mit sehr kurz dauernden Kettenströmen (Stromstössen), wenn Stärke, Dauer und Richtung derselben verändert werden. Wie schon früher erwähnt wurde, hatte Fick festgestellt, dass „es für jede Stromstärke eine Kleinheitsgrenze der Stromdauer giebt, unter welche sie nicht hinabsinken darf, ohne dass überhaupt die Zuckung ausbleibt, und dass, wenn man die Stromdauer über die fragliche Grenze hinaus wachsen lässt, die Zuckung von Null an stetig wächst, um allmählich zu dem für die betreffende Stromstärke erreichbaren Maximum zu kommen. Die Werthe der Zeitdauer, um die es sich hier handelt, sind bei Nerven-Reizung sehr klein. Bei einer Dauer von 0,002″ ist das Maximum stets schon erreicht. Fick fand nun, dass das Wachsen der Zuckung mit wachsender Dauer eines den Nerven absteigend durchfliessenden gleichstarken Stromes nicht stetig geschieht, sondern absatzweise, indem die Zuckungen nach einem ersten Maximum wieder zunehmen,

wenn die Dauer des Stromes mehr und mehr verlängert wird; löst beispielsweise ein absteigender Strom von bestimmter Stärke bei einer Schliessungs-Dauer von 0,003—0,004″ eine maximale Zuckung aus, so wächst diese bei weiterer Vermehrung der Stromstärke nicht, wenn der Strom immer wieder während derselben sehr kurzen Zeit fliesst. Schliesst man aber denselben Strom dauernd, so erhält man eine Zuckung, welche das bei momentaner Stromwirkung nicht vermehrbare Maximum sehr bedeutend übertrifft, also im gewissen Sinne eine „übermaximale" Zuckung. Hier kann es sich wohl nur darum handeln, dass infolge der dauernden Durchströmung die kathodische Schliessungs-Erregung das überhaupt erreichbare Maximum zeigt, eine Thatsache, die sich ja bei directer wie indirecter Muskel-Reizung auch in dem Umstande ausprägt, dass durch einen auch noch so energischen Inductions-Schlag niemals der Grad von Verkürzung erreicht wird, wie bei Schliessung eines selbst nur mässig starken Kettenstromes. Mit einzelnen Inductions-Schlägen erreicht man eben immer nur jenes relative Maximum, das auch bei kurz dauernden Kettenströmen nicht überschritten werden kann (Fick l. c. p. 25). Zwischen diesen beiden Grenzfällen aber, dem sehr kurzen Stromstoss und dem dauernd geschlossenen Strom, wäre es ganz gut möglich, dass das unstete Wachsen der Zuckungshöhen bei zunehmender Stromdauer zum Theil auf einer Einwirkung der anodischen Oeffnungserregung beruht, indem sich die Effecte der Schliessungs- und der unmittelbar darauf folgenden Oeffnungs-Erregung im Muskel summiren. Zu Gunsten dieser Deutung spricht vor Allem auch der Umstand, dass, wie Fick später fand, bei Anwendung von absteigenden Inductionsströmen genau dieselben Erscheinungen eintreten, wenn deren Intensität zunimmt, indem sich zeigt, dass nach Erreichung des ersten Maximums die Zuckungen neuerdings bis zu einem zweiten wachsen.

An diese Erfahrungen reiht sich eine zweite, für die vorliegende Frage noch wichtigere Beobachtung von Fick (54). Er fand nämlich, dass bei aufsteigenden Stromstössen (Kettenstrom) die Zuckungen nach dem ersten Maximum bis auf Null abnehmen (die sog. „Lücke"), sobald die Dauer des während des ganzen Versuches gleich starken Stromes einen gewissen Werth überschreitet; wenn dann die Versuchsreihe mit immer wachsender Stromdauer fortgesetzt wird, erscheinen die Zuckungen wieder und wachsen bis zu einem zweiten Maximum, welches von nun an bei weiterem Wachsthum der Stromdauer constant bleibt. Ganz dieselbe Erscheinung tritt auch hervor, wenn bei unveränderter Stromesdauer die Stärke des Stromstosses variirt wird; dabei zeigt es sich ferner, dass für immer kleinere Werthe der Stromesdauer die Abnahme und das Verschwinden der Zuckungen immer grössere Stärke des Stromes beansprucht (Tigerstedt 53, p. 4). Später hat dann Fick dieselbe Erscheinung bei Anwendung aufsteigender Inductionsströme constatirt, indem sich auch hier bei zunehmender Intensität eine „Lücke" nach dem ersten Maximum zeigt, auf welche bei weiterem Wachsthum der Stromstärke neue Zuckungen folgen, welche bald bis zu „übermaximalen" zunehmen. Die Thatsache der „Lücke" wurde von Tiegel (55) und neuerdings von Grützner (55) bestätigt. Tiegel giebt an, dass er die Lücke sowohl bei

auf-, wie bei absteigenden Strömen gesehen hat. Grützner konnte dagegen bei absteigenden Inductionsströmen ebensowenig wie Tigerstedt die Lücke finden. Bei aufsteigenden Inductionsströmen ist die Erscheinung eine überaus gesetzmässige. Die Zuckungen nehmen, von einer bestimmten, unter gleichen Versuchsbedingungen ziemlich constanten Stromstärke (Rollenabstand) angefangen, rasch ab, um nachher wieder langsamer anzusteigen; ausnahmsweise geht die Abnahme der Zuckungshöhe bei steigender Stromstärke nicht bis auf Null herab, so dass hier die „Lücke" so zu sagen nur eine unvollständige ist. Was nun die Deutung der Erscheinung anlangt, so würde man die Lücke nach Fick aufzufassen haben als eine Folge der Hemmung am positiven Pol, welche bei einer gewissen Stromstärke (Stromesdauer) genügend stark wird, um die vom negativen Pol ausgehende Erregung unwirksam zu machen. Wie die nach der Lücke auftretenden Zuckungen aufzufassen sind, soll später erörtert werden. Die Abnahme und das Verschwinden der Zuckungen beim aufsteigenden Stromstoss oder Inductionsstrom wäre also ganz analog mit den entsprechenden Erscheinungen beim aufsteigenden Dauerstrom (Fick 55). Die Theorie Grützner's, welche die Lücke auf eine Art von Interferenz zwischen präexistenten Spannungsdifferenzen des Nerven und des Reizstromes zurückführt, dürfte durch Tigerstedt endgiltig widerlegt sein. Zu Gunsten der Fick'schen Erklärung spricht vor Allem der Umstand, dass die Lücke nur bei aufsteigender Stromes-Richtung beobachtet wird; ist die Hemmung an der Anode nicht stark genug, um die kathodische Erregung völlig auszulöschen, so kommt es nur zu einer Abnahme der Zuckungshöhen. Bei Strömen von sehr kurzer Zeitdauer hat die Hemmung nicht die genügende Zeit, um sich in hinreichender Stärke zu entwickeln und eine Lücke hervorzurufen, wenigstens wenn nicht ausserordentlich starke Ströme angewendet werden. Darauf beruht es wohl auch, dass die Lücke lange nicht so leicht bei Oeffnungs-, wie bei Schliessungsinductionsströmen auftritt (Tigerstedt 54), wenigstens in dem Falle, wenn der primäre Kreis völlig geöffnet wird.

Schliesst man sich der Anschauung von Fick in Bezug auf die Ursache der „Lücke" an, so bedarf doch das Wiederauftreten der Zuckungen und deren Wachsen über das anfängliche Maximum hinaus („übermaximale Zuckungen") einer besonderen Erörterung, und zwar gerade dann, wenn man vom Standpunkte des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes aus die Erfolge aufsteigender Reizung mit dem Kettenstrom (Dauerstrom) und einzelnen Inductionsschlägen vergleicht. Ersterenfalls tritt bei beliebiger Steigerung der Stromes-Intensität jenseits der III. Stufe niemals wieder die Schliessungs-Zuckung hervor, und nur die Oeffnungserregung allein bleibt wirksam. Es liegt daher sehr nahe, die jenseits der „Lücke" auftretenden Zuckungen auch bei Reizung mit aufsteigenden Stromstössen oder einzelnen aufsteigenden Inductionsschlägen als Oeffnungs-Zuckungen zu deuten. Wie schon gesagt, fangen die Zuckungen nach der Lücke wieder an zu wachsen und erreichen bei fortgesetzter Steigerung des Reizes allmählich dieselbe Höhe wie vor der Lücke. In einigen Fällen (nicht immer) sieht man auch, wie die Zuckungen bei noch gesteigerter Reizstärke über das erste Maximum wachsen und eine dasselbe beträchtlich übersteigende Höhe erreichen („übermaximal" werden); wie Tigerstedt (l. c. p. 22) gezeigt hat, kann man auch dann, wenn

„übermaximale“ Zuckungen selbst bei übergeschobenen Rollen nicht auftreten, solche stets hervorrufen, wenn man bei unveränderter Stromstärke den Nerven im gleichen Rhythmus weiter reizt. Ob es sich hierbei um eine Art von Summation der Wirkungen oder um andersartige, durch den Strom bewirkte Veränderungen des Nerven handelt, muss vorläufig unentschieden bleiben. Man sieht leicht, dass auch das oben erwähnte Auftreten „übermaximaler“ Zuckungen bei absteigenden kurzdauernden Strömen sich nach demselben Princip erklären lässt. Im Sinne der Theorie von Fick würde es sich hier nur um eine Summirung von den durch das Entstehen und Verschwinden des Stromes bewirkten Erregungen handeln. Wir wissen, dass beim absteigenden Inductionsstrom die Erregung von dem Pole ausgeht, welcher näher dem Muskel liegt. Bei ihrer Fortpflanzung bis zum Muskel begegnet sie daher keiner Hemmung und gelangt mit unveränderter Stärke dahin; geht nun aber auch vom positiven Pole des Inductionsstromes eine (Oeffnungs-)Erregung aus, so hat dieselbe einen längeren Weg als die Schliessungs-Erregung zurückzulegen, so dass sie wohl merklich später als diese letztere zum Muskel gelangt. Die Schliessungs-Erregung sei eine maximale; wenn nun die durch sie hervorgerufene Muskel-Zuckung schon begonnen hat, bevor die Enderregung nach dem Muskel gelangt ist, so muss eine Summirung der von beiden hervorgerufenen Zuckungen stattfinden, d. h. eine „übermaximale“ Zuckung erscheinen. Mit dieser Auffassung stimmen auch die zeitlichen Verhältnisse der betreffenden Zuckungen überein.

Bei einem Versuch über die Latenzdauer der Zuckungen bei steigender Reizstärke fand Fick, dass nach der Lücke die zuerst auftretenden, beträchtlich verminderten Zuckungen „ein enorm verlängertes Stadium der latenten Reizung“ hatten; dies kann nicht von der geringeren Stärke der Reizung unmittelbar nach der „Lücke“ abhängen, denn auch wenn die Zuckungen nach der Lücke beträchtlich diejenigen vor der Lücke überragen, ist die Latenzdauer der ersteren noch beträchtlich grösser als die der letzteren. Diese scharfe Grenze zwischen den Zuckungen vor und nach der Lücke deutet mit grosser Bestimmtheit darauf, dass diese Zuckungen nicht ganz gleichartig sein können. Durch Versuche von Waller (56) wissen wir, dass die Latenzdauer der Oeffnungszuckungen bei Anwendung des constanten Stromes beträchtlich grösser ist, als jene von Schliessungszuckungen, und ich selbst hatte oft Gelegenheit, diese Thatsache zu bestätigen. Wenn nun die Zuckungen nach der Lücke, sowie diejenigen, welche bei sinkender Reizstärke die Lücke füllen, den Oeffnungszuckungen beim constanten Strom wirklich entsprechen, so ist es auch von vornherein anzunehmen, dass sie dieselbe Eigenschaft bezüglich ihrer Latenzdauer zeigen werden.

Fassen wir alles Gesagte zusammen, so lässt sich daher mit grosser Wahrscheinlichkeit Folgendes behaupten:

„Die Zuckungen vor der Lücke werden durch das Entstehen des Inductionsstromes (Stromstosses) ausgelöst, ihre Latenzdauer ist kurz; die Zuckungen nach der Lücke, sowie die Zuckungen, welche bei sinkender Reizstärke die Lücke füllen, werden durch das Verschwinden der kurzdauernden Ströme hervorgerufen. Wie alle Oeffnungszuckungen haben sie im Vergleich mit den Schliessungszuckungen ein langes Latenzstadium. Kommt man bei sinkender Reizstärke an

den Punkt, wo die Hemmung am positiven Pol nicht mehr die Fortpflanzung der Erregung zum Muskel hindert, dann stellt sich (plötzlich) die kurze Latenzdauer wieder ein." (Tigerstedt.)

Wenn gewisse „übermaximale" Zuckungen auf einer Summation der kathodischen und anodischen Erregung beruhen, so könnte man daran denken, dies dadurch nachzuweisen, dass man die beiden Reize zeitlich so weit von einander zu trennen versucht, dass das Intervall wenigstens so gross wäre, wie die Latenzzeit der Zuckung. Dies könnte man nach Fick und Lamansky dadurch anstreben, dass man die intrapolare Strecke sehr lang machte. Um aber so das nöthige Intervall zwischen Kathoden- und Anodenerregung zu erzielen, müsste die intrapolare Strecke mindestens 150 mm betragen, die Leitungsgeschwindigkeit zu 30 m und die Latenzdauer zu 0,005 Secunde gerechnet. Auf diese Weise ist es daher am Froschpräparat nicht möglich, eine Summirung der Muskelzuckung bei Inductionsströmen nachzuweisen (Mareš 57). Dagegen lassen sich durch zeitmessende Versuche noch weitere Anhaltspunkte für die supponirte bipolare Erregung durch starke Inductionsströme gewinnen. Wenn nämlich die Erregung nur an einem Pole, der Kathode, geschieht, so muss die Latenzzeit der Muskelzuckung, wie dies in der That seit lange bekannt ist, bei aufsteigender Stromesrichtung grösser sein, als bei absteigender, und zwar mindestens um die Zeit, welche der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der intrapolaren Nervenstrecke entspricht; geschieht aber die Erregung an beiden Polen, so wird die Latenzzeit der beiden Stromesrichtungen gleich sein und wird der Erregung durch den dem Muskel näheren Pol entsprechen. In der That fand Mareš (l. c.) diese Voraussetzung durch den Versuch bestätigt.

Wirkung mehrfacher Reize.

Welcher Vorstellung immer man sich auch hinsichtlich des Wesens des Erregungsprocesses zuneigen mag, unter allen Umständen beansprucht die Frage Interesse, wie sich an einem für eine derartige Untersuchung geeigneten Erfolgsorgan die Wirkung mehrerer gleichzeitiger oder nach einander auf verschiedene Stellen des Nerven wirkender Reize äussern wird. Im Vorhergehenden war schon von dem hierher gehörigen Fall der bipolaren Erregung durch den inducirten oder Kettenstrom die Rede, doch bieten gleichzeitig einwirkende Reize noch grösseres Interesse. Von vornherein erscheint es, wie Hermann bemerkt, als die wahrscheinlichste Annahme, dass zwei von einander unabhängig verlaufende Erregungsvorgänge ungestört mit dem Intervall, welches der Distanz beider Reizstellen entspricht, über den Nerven ablaufen und mit dem entsprechenden Zeitintervall im Endorgan anlangen; was dort geschieht, hinge dann lediglich von der Natur des Endorganes ab. Im Muskel z. B. würde je nach dem Betrage des Intervalls die zweite Reizung wirkungslos sein oder eine superponirte Zuckung ergeben oder endlich eine zweite selbständige Zuckung veranlassen. Selbst wenn zwei Reizungen einander in derselben Faser begegnen, wäre ein ungestörtes Uebereinanderweggehen denkbar, und in der That wird ja eine solche Begegnung immer bei jeder gleichzeitigen Reizung zweier Nervenstellen stattfinden müssen, da die obere Erregung nicht zum Muskel gelangen kann, ohne sich mit der nach

oben so gut wie nach unten fortschreitenden unteren zu kreuzen. (Hermann 34 p. 109.) Alle Beobachtungen, welche bisher in dieser Richtung angestellt wurden, beruhen fast ausschliesslich auf Untersuchungen mit zwei elektrischen Reizen. Die Resultate derselben, welche bald als Summations-, bald als Interferenzwirkungen gedeutet wurden, sind leider nicht eindeutig. Wir haben es eben bei Anwendung elektrischer Reize nicht einfach mit der Combination zweier unabhängig verlaufender Erregungsvorgänge zu thun, sondern es treten, bedingt durch die Eigenart des elektrischen Reizes, Veränderungen in der Leitungsfähigkeit des Nerven auf, welche die Reinheit und Klarheit des Versuches beeinträchtigen.

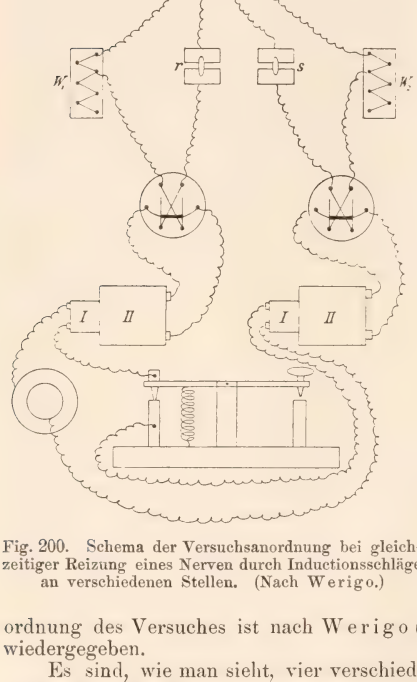


Fig. 200. Schema der Versuchsanordnung bei gleichzeitiger Reizung eines Nerven durch Inductionsschläge an verschiedenen Stellen. (Nach Werigo.)

Um zwei oder mehrere gesonderte Stromreize mit absoluter Gleichzeitigkeit auf verschiedene Strecken eines und desselben Nerven einwirken zu lassen, bediente sich Grünhagen (57) des Kunstgriffes, den Strom einer hinreichend starken Kette durch zwei oder mehrere primäre Inductionsrollen zu leiten, welchen ebenso viele secundäre Spiralen entsprechen. Dann löst jede Schliessung oder Oeffnung des Kettenkreises in allen secundären Rollen absolut gleichzeitig Inductionsströme aus, welche nun den betreffenden Nervenstellen mittels unpolarisirbarer Elektroden zugeleitet werden können. Die ganze Anordnung des Versuches ist nach Werigo (58) in beistehender Fig. 200 wiedergegeben.

Es sind, wie man sieht, vier verschiedene Combinationen in Bezug auf die Richtung beider Reizströme denkbar; dieselben können entweder gleichgerichtet (auf- oder absteigend) sein, oder sie können bei ungleicher Richtung entweder zu einander hin oder von einander wegfliessen, so dass ersterenfalls die Kathoden, letzterenfalls die Anoden einander zugewendet sind. Wählt man die Stromstärke zunächst so, dass der eine Strom für sich allein eine minimale, der andere dagegen überhaupt keine Zuckung auslöst, und sind beide Schläge aufsteigend, so zeigt sich eine gegenseitige Beeinflussung in dem Sinne, dass bei nicht zu grossem Abstand der beiden Reizelektroden die muskelwärts (peripher) erfolgende, an sich unzulängliche (inframinimale) aufsteigende

Reizung die Wirkung des centralen aufsteigenden Stromes merklich verstärkt, während umgekehrt eine central erfolgende inframinimale aufsteigende Reizung den an sich minimalen Erfolg des peripheren aufsteigenden Stromes hemmt. Sind beide Inductionsströme absteigend gerichtet, so gilt Alles, was eben bezüglich der peripheren, inframinimalen Reizung bemerkt wurde, von der centralen und umgekehrt. Fliessen die Ströme zu einander hin, so verstärken sie gegenseitig ihre Wirkung eventuell in solchem Grade, dass aus zwei Reizen, die an und für sich erfolglos bleiben, eine maximale Zuckung entstehen kann, während bei nicht zu grossem Abstand der Reizstrecken eine gegenseitige Hemmung bemerkbar wird.

Diese Resultate stimmen mit den Versuchsergebnissen von Sewall (58) durchaus überein und lassen sich sämmtlich leicht auf die polare Wirkung der Ströme zurückführen. „Man beobachtet stets eine Erregungszunahme bei der Application des reizenden Stromes in der Nähe der Kathode des modificirenden und umgekehrt eine Abnahme der Wirkung, wenn der reizende Schlag in die Nähe der Anode kommt.“ Stets zeigt sich jedoch, dass die Erregbarkeitssteigerung im Gebiete des Katelektrotonus stärker ausgeprägt ist, als die Erregbarkeitsabnahme im Gebiete des Anelektrotonus. Sind beide Schläge wirksam, wenn auch in ungleichem Grade, und ist die Entfernung der beiden Reizstrecken von einander eine derartige, dass die Einwirkung elektrotonischer Erscheinungen sicher ausgeschlossen ist, so reagirt der Muskel immer nur auf die stärkere Erregung, und zwar so, als wäre diese allein wirksam. Es scheint daher keine wahre Interferenz im Sinne einer Addition oder Subtraction der Erregungen stattzufinden. Ist in diesem Falle der Abstand der Reizstrecken geringer, so gestalten sich wegen Einmischung der elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen die Erscheinungen wesentlich verwickelter, als dann, wenn nur ein Schlag wirksam ist, da sowohl die Wirkung des peripheren Stromes auf den Effect des centralen, als die Wirkung des centralen auf den Erfolg des peripheren in Betracht zu ziehen ist. Doch zeigten sich auch hier alle beobachteten Wirkungen in Uebereinstimmung mit den Gesetzen des Elektrotonus.

Einen eigenthümlichen Fall von Interferenzwirkung zweier an verschiedenen Stellen eines Nerven ausgelöster Erregungen beschrieb jüngst K. Kaiser (59). Kaiser beobachtete nämlich bei gleichzeitiger Reizung des Ischiadicus beim Frosch an zwei möglichst von einander entfernten Stellen einerseits mit tetanisirenden Wechselströmen, andererseits mit Glycerin unter Umständen eine Hemmung des Glycerintetanus bei Beginn und während der Dauer der elektrischen Reizung. Da die Erscheinung auch beobachtet werden konnte, wenn gleichzeitig zwei verschiedene chemische Reize (Glycerin und NaCl oder Glycerin an beiden Stellen) einwirkten, so ist jede Möglichkeit einer Erklärung durch elektrotonische Erregbarkeitsänderungen von vornherein ausgeschlossen. Wirkt derselbe chemische Reiz an zwei verschiedenen Stellen des Nerven, so entsteht, wenn überhaupt, nur ein sehr mässiger Tetanus, dessen plötzliche Verstärkung nach Abtrennung der oberen Reizstrecke dann sehr auffallend ist. Es scheint ziemlich sicher, dass die Hemmung, welche zwei dieselben Nervenfasern gleichzeitig an zwei verschiedenen Stellen treffende, tetanisirende Reize auf einander ausüben, durch Vorgänge bedingt wird, welche sich im Nerven selbst abspielen. Da die negative Schwankung nach

Ausweis des Capillarelektrometers unter gleichen Umständen stets eine Verstärkung erfährt, statt, wie man von vornherein erwarten würde, auch ihrerseits abzunehmen, so kann es sich nicht einfach um Interferenzwirkungen der elektrischen Schwankungswellen im Nerven handeln, in dem physikalischen Sinne, dass dieselben durch Zusammenfallen ungleichartiger Phasen vernichtet würden, sondern überall, wo eine ablaufende Reizwelle von einer ihr folgenden überholt und überdeckt wird, würde nach Kaiser „eine Summation der Negativität der auf einander fallenden Punkte erfolgen", so dass im gegebenen Falle „die von den beiden Reizen erzeugten Erregungswellen mehr oder weniger mit einander verschmelzen und die Amplituden der Schwankungswellen unter den Grenzwerth sinken, der für die Hervorrufung einer Wirkung auf den Muskel nothwendig ist".

Dass sich Erregungszustände an einer und derselben Nervenstelle einfach summiren können, ergiebt sich schon aus den zahlreichen Erfahrungen, wo die Anspruchsfähigkeit einer Nervenstrecke dadurch gesteigert erscheint, dass sie der Sitz einer schwachen, an sich unwirksamen (latenten) Erregung ist, wofür im Vorhergehenden eine ganze Reihe von Beispielen aufgezählt worden ist.

Unipolare Wirkungen.

Bei Reizung mit inducirten Strömen kommen unter Umständen gewisse Erscheinungen in Betracht, die nicht nur von theoretischem Interesse sind, sondern auch die grösste praktische Bedeutung bei allen Reizversuchen besitzen. Es betrifft dies die sogenannten unipolaren Inductionswirkungen, die zuerst von Du Bois-Reymond beobachtet und näher untersucht worden sind (1. p. 423). Die Grundthatsache des ganzen Gebietes ist folgende:

„Steht der Nerv des stromprüfenden Schenkels in Verbindung mit dem einen Ende eines offenen Inductionskreises, und entweder der Schenkel oder das andere Ende des Kreises ist nach dem Erdboden hin abgeleitet, so findet Zuckung statt, jedesmal dass man in der Nähe des Kreises einen solchen Vorgang erregt, der, wenn der Kreis geschlossen wäre, einen secundären Strom in demselben zur Folge haben würde" (l. c. p. 429). Es ist dies auch bei vollkommenster Isolirung des Präparates der Fall und bei einem gewissen geringen Rollenabstande selbst dann, wenn gar keine Ableitung zur Erde (durch Berührung des Präparates oder Verbindung des anderen freien Poles mit dem Erdboden) besteht. Die Erregung bleibt aus, wenn das metallische Ende des Inductionskreises unterhalb oder oberhalb der Stelle, wo der Nerv aufliegt, ableitend berührt wird, oder wenn bei freihängendem Nerven der Fuss des Präparates aufliegt und die Muskeln ableitend berührt werden. Unterbindung oder Quetschen des Nerven hemmt ersterenfalls die Erregung nicht, was leicht begreiflich ist, da der Nerv in seiner ganzen Länge, also auch unterhalb der gequetschten Stelle, von der Elektricität durchflossen wird. Wie Pflüger (2, p. 51, 121, 410) fand, erweisen sich ganz vorwiegend Oeffnungsschläge wirksam, was nach Du Bois-Reymond auf der Verzögerung der Ladung der secundären Spiralenden infolge der Entwicklung des Extrastromes beruht.

Zum Zustandekommen unipolarer Wirkungen ist es durchaus nicht erforderlich, dass die Ableitung von dem einen Pole nach einem unendlich grossen Conductor (wie der Erde) erfolge, vielmehr beginnen dieselben, worauf zuerst Pflüger (l. c. p. 128 f.) aufmerksam gemacht hat, schon dann, wenn der abgeleitete Pol mit einer relativ geringen Oberfläche in Berührung steht, und zwar um so eher, je höher die Spannungen sind, welche die durch Induction erzeugte elektromotorische Kraft hervorruft. „Mit der Grösse jener Ableitung nimmt dann die unipolare Wirkung in raschem Maasse zu, und zwar ist die unipolare Reizung bei beschränkter ableitender Oberfläche an einem gegebenen Punkte derselben um so grösser, je näher dieser Punkt dem unipolar wirkenden Metallpole liegt." Pflüger legte nach möglichst vollkommener Isolirung aller Reizvorrichtungen eine ganze Reihe von Froschschenkeln (4—6) derart auf eine Glasplatte, dass nur der Nerv des ersten den einen Metallpol berührte, während der des zweiten den Fuss des ersten, der des dritten den Fuss des zweiten u. s. w. berührte. Bei allmählicher Näherung der Rollen des Inductionsapparates beginnen dann die Schenkel der Reihe nach vom ersten aus zu zucken. Es ergiebt sich hieraus, „dass in der Nähe des metallischen Poles die unipolare Wirkung auch bei der scheinbar sorgfältigsten Isolation stets sehr zu fürchten bleibt".

Sehr wesentlich werden die unipolaren Reizwirkungen unter gewissen Umständen durch den Einfluss der Influenz unterstützt und befördert. Schon Du Bois-Reymond hatte gelegentlich bemerkt, dass bei grosser Annäherung eines Fingers an ein unipolar aufliegendes Nerv-Muskelpräparat Zuckungen entstanden, welche sonst bei gleicher Reizstärke fehlten. Dies ist, wie F. W. Zahn (60) fand, nicht nur der Fall, wenn das freie Ende des Kreises durch Berührung mit der andern Hand abgeleitet wird, sondern auch selbst ohne eine solche. Zahn modificirte diesen Versuch in mannigfaltiger Weise; er legte das Präparat auf eine runde Glasplatte, deren Unterfläche bis 10 cm vom Rande mit Stanniol beklebt war; wurde dann der eine Pol mit dem Schenkel, der andere mit der Belegung verbunden, so trat schon bei schwachen Strömen Tetanus ein. Dasselbe geschah bei etwas stärkeren Strömen, wenn der Schenkel ohne jede Verbindung mit der secundären Spirale blieb, im Augenblicke, wo er ableitend berührt wurde, oder wenn mit einer Hand der freie Metallpol gefasst, die andere aber dem Präparat genähert wurde. Noch erfolgreicher gestalten sich die Versuche, wenn die Glasplatte auf beiden Seiten in gleicher Ausdehnung metallisch belegt und so zu einer Franklin'schen Tafel umgestaltet wird. Wird dann die eine Belegung mit dem einen Pol, die andere mit dem Nerven des Präparates verbunden, während der Schenkel auf dem metallfreien Glasrand liegt und mit dem andern, freien Pol berührt wird, so dass der Kreis nur durch die zwischen den beiden Stanniolplatten befindliche Glasscheibe unterbrochen ist, so gelingt es, schon mit ganz schwachen Strömen Zuckung und Tetanus hervorzurufen. Dasselbe war der Fall, wenn das eine Ende des Inductionskreises mit der unteren Belegung verbunden wird, während das andere in eine Stanniolplatte ausläuft, welche dem Schenkel genähert wird. Bei übergeschobenen Rollen trat Erregung auch dann ein, wenn das eine Ende des Kreises ganz frei und isolirt blieb, während eine Stanniolplatte dem Schenkel hinreichend genähert wurde. Tiegel (60) verband den einen Pol eines Inductionsapparates mit der

Gasleitung, während der andere in eine isolirte Metallplatte auslief, welcher eine zweite gleich beschaffene Platte verschiebbar gerade gegenüber stand. Mit dieser war eine mit Stanniol belegte Glasplatte in leitender Verbindung, auf der das Präparat liegt. Bei jeder Berührung des letzteren erfolgt Erregung, welche je nach dem Plattenabstand sehr verschieden stark ausfällt und bei geeigneter Ableitungsart (mit einer feinen Metallspitze) ausserordentlich fein localisirt werden kann. Auch hierbei erwiesen sich nur Oeffnungsschläge wirksam. Schiff und Fuchs (60) erzielten unipolare Wirkungen auch ohne Induction bei alleiniger Anwendung statischer Elektricität, indem sie die Ladung der Enden einer offenen Kette auf einen grossen Conductor oder die Belegungen eines Condensators übertrugen und sie dabei durch einen empfindlichen Nerven leiteten. Sehr anschaulich ist auch der folgende Versuch von Rosenthal (60). Einem auf einer Glasplatte isolirten Nerv-Muskel-Präparat, bei welchem Nerv und Muskel in einer Flucht liegen, wird plötzlich ein geladener Conductor genähert, den man an seinem isolirenden Glasfuss hält, so erfolgt unter Umständen schon eine kleine Zuckung, wenn das Ende des Nerven dem Conductor zunächst liegt, niemals aber, wenn der Conductor dem Muskelende genähert wird. Wird aber letzterenfalls der Nerv ableitend berührt oder auch nur mit einem isolirten Leiter von beträchtlicher Grösse verbunden, so erfolgt stets starke Erregung.

Die Theorie der unipolaren Reizwirkungen, für welche im Vorstehenden einige besonders instructive Beispiele angeführt wurden, ist in allen wesentlichen Punkten bereits von Du Bois-Reymond entwickelt worden, indem er zeigte, dass dieselben auf der Spannung der Elektricität an den beiden freien Enden einer Inductionsspirale beruhen. Es stellt ein offener Inductionskreis im Augenblick der Schliessung oder Oeffnung des primären Kreises so zu sagen eine offene Säule dar, an deren Enden sich freie Elektricität befindet. Steht nun jeder Pol der secundären Spirale mit dem Nerven eines Froschschenkels in Berührung, so zucken beide Präparate, wenn von dem einen zur Erde abgeleitet wird, weil offenbar beide Nerven, nur in entgegengesetzter Richtung, von der abströmenden Elektricität durchflossen werden. Dasselbe muss natürlich auch der Fall sein, wenn nur der eine Metallpol von dem Nerven eines Präparates berührt und entweder vom Schenkel oder vom andern freien Pol abgeleitet wird. Stets fliesst die zur Ladung des Schenkels nöthige Elektricität durch den Nerven und erregt denselben hierbei. Es ist klar, dass die Intensität der Erregung zunächst von der Quantität der Elektricität abhängig ist, welche durch den Nerven fliesst, und daher mit der Grösse der Spannung, Annäherung der Rollen, Ableitung des freien Poles zunehmen wird. Aber auch durch Vergrösserung der elektrischen Capacität des Schenkels wird dasselbe Ziel erreicht. Darauf beruht der begünstigende Einfluss der Verbindung eines unipolar aufliegenden Präparates mit Leitern von grosser Oberfläche (dem menschlichen Körper etc.), sowie der Annäherung eines neutralen oder besser noch eines entgegengesetzt (vom anderen Ende der Inductionsspirale her) geladenen Körpers (Influenz).

Wird, wie in dem oben erwähnten Versuch von Tiegel, der eine Pol der secundären Spirale zur Erde abgeleitet, so entsteht offenbar auf der mit dem anderen verbundenen Metallplatte im Momente der Induction eine gewisse (positive oder negative) Ladung (Spannung),

die doppelt so gross ist, als sie sein würde, wenn der andere Pol nicht abgeleitet wäre. Durch Influenz entsteht auf der zweiten, isolirten, parallel zur ersten aufgestellten Metallplatte eine je nach dem Abstand verschieden grosse Spannung von entgegengesetztem Zeichen. Im nächsten Augenblick fliesst dann die, sagen wir, negative Elektricität der ladenden Polplatte durch die secundäre Spirale über den andern Pol und die positive Elektricität der durch Influenz geladenen Platte durch das Nerv-Muskel-Präparat nach der Erde ab, wodurch eben die Erregung bewirkt wird.

Von grösster praktischer Bedeutung bei allen mit inducirten Strömen angestellten elektrischen Reizversuchen sind jene unipolaren Wirkungen, welche, wie ebenfalls Du Bois-Reymond zuerst fand, bei unvollkommener Schliessung des Kreises unter Umständen hervortreten. Brückt man den Nerven eines Froschschenkels über beide mit den Polen einer secundären Spirale verbundenen Elektroden, so dass er den Inductionskreis wirklich schliesst, und unterbindet man innerhalb der myopolaren Strecke, so beobachtet man nichtsdestoweniger Tetanus des wohl isolirten Schenkels, wenn man ihn bei einem gewissen Rollenabstand ableitend berührt. Es ist leicht ersichtlich, dass dies auch dann der Fall sein wird, wenn der Nerv oberhalb der zerquetschten, nicht mehr erregungsleitenden Stelle abgeschnitten und durch einen beliebigen feuchten Leiter ersetzt wird. Hier sowohl, wie auch in allen früher erwähnten Versuchen bei ganz offenem Kreise macht sich auch der Einfluss der Richtung der unipolaren Strömung geltend, und zwar im Sinne des Zuckungsgesetzes: Erregung erfolgt immer nur da, wo bei der Ladung positive Elektricität aus dem Nerven aus- oder negative in ihn eintritt. Man sieht leicht, wie bei vivisectorischen Versuchen der verschiedensten Art, sowie auch bei Versuchen mit dem Galvanometer unipolare Wirkungen sehr störend werden und unter Umständen Irrthümer veranlassen können, wenn nicht durch entsprechende Vorkehrungen deren Zustandekommen verhindert wird. Wie Hering (61) zeigte, kann bei einer Versuchsanordnung, wie sie zur Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstromes dient, wobei der Bussol- und Reizkreis durch eine längere Nervenstrecke getrennt sind, auch die vollkommenste Isolirung beider Kreise keinen Schutz gegen das Abfliessen der Inductionselektricität durch die extrapolare Strecke des Nerven in den Bussolkreis gewähren.

Stets findet neben dem Ausgleich durch die interpolare Strecke zugleich ein Abströmen in den Complex von Leitern statt, welcher den Bussolkreis bildet und, wenn auch noch so gut isolirt, durch den Nerven mit der secundären Spirale zusammenhängt. Dass übrigens die plötzlichen Ladungen und Entladungen des Bussolkreises, welche durch die unter allen Umständen extrapolar abfliessende Elektricität bedingt sind, im Allgemeinen keine Ablenkungen des Magneten bewirken, hat Hering durch besondere Versuche gezeigt.

In wie hohem Grade die Verbindung des Nerven mit dem Bussolkreis das Zustandekommen unipolarer Wirkungen begünstigt, zeigt der folgende Versuch in sehr klarer Weise: „Einem noch mit dem Unterschenkel verbundenen N. ischiadicus wurden die Reiz- und Bussolelektroden in ganz derselben Weise wie bei der Untersuchung der negativen Schwankung angelegt. (Reizstrecke = 5 mm, Zwischenstrecke = 25—30 mm, Bussolstrecke = 6—8 mm.) Der Stumpf des

Oberschenkelknochens wurde durch eine mit entsprechender Bohrung versehene Paraffinkerze gehalten, so dass der Schenkel selbst möglichst gut isolirt war. Nach wiederholter Durchquetschung der Zwischenstrecke wurde gereizt und die secundäre Rolle allmählich angeschoben. Bei 20—25 cm Rollenabstand begann die unipolare Wirkung, und gerieth der Muskel in Tetanus, und zwar auch dann, wenn nur eine Bussolelektrode den Nerven berührte. Wurden jetzt beide Bussolelektroden vom Nerven abgerückt, so blieb der Muskel in Ruhe" (Hering). Der Unterschied gegenüber gewöhnlicher unipolarer Reizung liegt hier darin, dass nicht wie dort Elektricität auf den Muskel überfliesst, sondern weil sich solche durch die Bussolelektroden in den Bussolkreis ergiesst und hierbei den Nerven theils unterhalb der Quetschungsstelle, theils an Stelle der anliegenden Bussolelektroden (insbesondere der den Längsschnitt berührenden) reizt.

Man sieht leicht, wie ausserordentlich gefährlich diese Art unipolarer Reizung bei allen Versuchen über Actionsströme und negative Schwankung bei Nerven werden kann, und in wie enge Grenzen jene Stromstärken eingeschlossen sind, welche man bei derartigen Untersuchungen verwenden darf.

LITERATUR.

1. **Du Bois-Reymond**, Untersuchungen über thier. Elektr. I.
2. **E. Pflüger**, Elektrotonus. p. 446.
3. **E. Hering**, W. S.-B. LXXXV. III. Abth. 1882. p. 1.
   M. v. Frey, Du Bois Arch. 1883. p. 43.
4. **Engelmann**, Pflügers Arch. III. 1870. p. 403.
5. **C. Eckhardt**, Beiträge. XII.
6. **P. Grützner**, P. A. 17. Bd. p. 238.
7. **Langendorff** und **R. Oldag**, P. A. 59. 1894. p. 206.
8. **W. Biedermann**, P. A. 54. Bd. 1893. p. 241.
9. **A. Fick**, Untersuchungen über elektr. Nervenerregung. Braunschweig 1864.
10. **J. König**, W. S.-B. Bd. LXII. II. Abth. p. 537. 1870.
11. **E. Hering**, W. S.-B. Bd. 89. III. Abth. 1884.
12. **P. Grützner**, P. A. 41. Bd. 1887. p. 256.
13. **J. Schott**, P. A. XLVIII. Bd. 1891. p. 354 ff.
14. **P. Grützner**, Breslauer med. Zeitschrift.
15. **E. v. Fleischl**, W. S.-B. LXXVI. III. Abth. 1877.
    J. v. Kries, Du Bois Arch. 1884.
    C. Danilewsky, Centralbl. für Physiol. I. p. 490 und III. p. 198.
    A. Fuhr, P. A. 34. p. 510 und 36.
16. **E. Hitzig**, P. A. 7. 1873. p. 263.
    W. Filehne, P. A. 8. 1874. p. 71.
    A. Fick jun., Ueber quere Nervendurchströmung. Inaug.-Diss. Würzburg 1876.
    Würzburger Verhandl. N. F. IX. 1876. p. 228.
    Du Bois-Reymond, Untersuch. über thier. Elektr. I. p. 296 und II. p. 354.
    Tschirjew, Du Bois Arch. 1877. p. 369.
    Albrecht und **A. Meyer**, Hermanns Handbuch. II. 1. p. 81.
    P. A. 21. Bd. 1880. p.
    Gad und **Piotrowsky**, Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin. 1888/89. No. 8, 9, 10.
    Du Bois Arch. 1893.

17. **Hermann**, P. A. 5. 1872. p. 223.
18. **Heidenhain**, Arch. für physiol. Heilkunde. 1857. p. 442.
19. **v. Bezold**, Untersuchungen über die elektr. Erregung der Nerven und Muskeln. Leipzig 1861.
20. **Tigerstedt**, Mittheilungen aus dem physiol. Labor. in Stockholm. I. Heft. 1882.
21. **Obernier**, Arch. für Anat. und Physiol. 1861. p. 269.
22. **Willy**, P. A. 5. Bd. 1871. p. 275.
Marcuse, Verhandl. der phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. X. 1877.
23. **Clara Halperson**, Beiträge zur elektr. Erregbarkeit der Nervenfasern. Inaug.-Diss. Bern 1884.
24. **Rutherford**, Journ. of anat. and physiol. (2). I. p. 87. 1867.
25. **L. Hermann**, P. A. 7. Bd. 1873. p. 354 und 10. Bd. 1875. p. 226.
Grünhagen, P. A. IV. 1871.
Werigo, P. A. 31. Bd. p. 417.
26. **Rosenthal**, Monatsber. der Berliner Academie. 1857. p. 639.
Zeitschr. für rat. Med. (3). IV. p. 117. 1858.
27. **A. Fick**, Med. Physik. II. Aufl. 1866. p. 377.
Eulenburg, Deusch. Arch. für klin. Med. III. 1867.
Erb, Deutsch. Arch. für klin. Med. III. 1867.
Samt, Der Elektrotonus am Menschen. Inaug.-Diss. Berlin 1868.
A. de Watteville, Introduction à l'étude de l'Electrotonus des nerfs chez l'homme. Thèse inaug. 1883.
Brenner, Untersuchungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Elektrotherapie. II. 1869.
28. **Hillel-Jofè**, Recherches physiol. sur l'action polaire etc. Thèse inaug. Geneve 1889.
29. **R. Heidenhain**, Studien aus dem physiol. Inst. zu Breslau. I. p. 4.
30. **W. Biedermann**, W. S.-B. LXXXIII. III. Abth. 1881. p. 289 ff.
31. **Harless**, Zeitschr. für rat. Med. III. 12.
32. **Rosenthal** und **v. Bezold**, Arch. für Anat. und Physiol. 1859. p. 131.
W. Filehne, Deutsches Arch. für klin. Med. X.
33. **Cl. Bernard**, Leçons sur la physiol. du système nerveux. I. p. 185.
M. Schiff, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. 1858/59. p. 80.
Valentin, Die Zuckungsgesetze des lebenden Nerven und Muskels. 1863. p. 24.
Th. Rumpf, Arch. für Psychiatrie und Nervenkrankh. 1878. VIII. Bd. p. 567.
34. **L. Hermann**, Handbuch der Physiol. II. 1. p. 63.
35. **W. Wundt**, Arch. für physiol. Heilkunde. 1858. p. 354.
36. **Harless**, Zeitschr. für rat. Med. III. 7. Bd.
Birkner, Das Wasser des Nerven in physiol. und patholog. Beziehung. Augsburg 1858.
Grünhagen, Zeitschr. für rat. Med. III. 16. Bd. p. 195.
Mommsen, Virchows Arch. Bd. 83. p. 261.
37. **C. Eckhardt**, Zeitschr. für rat. Med. II. Bd. 1. p. 303. 1851.
38. **Th. W. Engelmann**, P. A. IV. p. 105.
39. **Ranke**, Lebensbedingungen der Nerven. Leipzig 1868.
40. **Grünhagen**, P. A. IV. p. 548.
41. **Grützner**, P. A. 28. und 32. Bd.
Tigerstedt, Arbeiten aus dem physiol. Labor. zu Stockholm. II. Heft.
42. **Grützner**, P. A. Bd. 32.
43. **Biedermann**, W. S.-B. XCVII. III. Abth. 1888. p. 49 ff.
44. **Douders**, P. A. V. 1871. p. 1.
45. **v. Uexküll**, Zeitschr. für Biologie. N. F. Bd. X. p. 550.

46. **Pflüger,** Allgem. med. Centralzeitung. 1859. No. 69.
Disquisitiones de sensu electrico. Bonn 1860.
Untersuchungen aus dem phys. Labor. etc. 1865. p. 144.
K. Hällsten, Arch. für Anat. und Physiol. 1880. p. 112 und 1888. p. 163.

47. **Rosenthal,** Arch. für Anat. und Physiol. 1860.
Biol. Centralblatt. IV. p. 120.
M. v. Vintschgau, Hermanns Handbuch. III. 2. p. 186.
Laserstein, P. A. 49. p. 519.

48. **Hermann,** Göttinger Nachrichten. 1887. No. 11.
P. A. 49. p. 533.

49. **Kiesselbach, P.** A. 31. Bd. p. 95 und 377.
Helmholtz, Physiol. Optik. 2. Aufl. p. 243 ff.
Goldscheider, Du Bois Arch. 1885. Suppl.

50. **Lamansky,** Studien des physiol. Inst. zu Breslau. IV. Heft. 1868. p. 146.

51. **v. Vintschgau,** P. A. 40. Bd.

52. **A. Fick,** Vierteljahrsschrift der naturforsch. Ges. in Zürich. XI. 1866. p. 48.
Bindschedler, Experim. Beiträge zur Lehre von der Nervenreizbarkeit. Zürich 1865.

53. **Du Bois-Reymond,** Gesammelte Abhandlungen. II. p. 204.
O. Nasse, P. A. III. 1870. p. 476.
L. Hermann, P. A. 30. Bd. p. 1 ff.

54. **A. Fick,** W. S.-B. II. Abth. XLVI. p. 350, XLVII. p. 79 und XLVIII. p. 220. 1862—1863.
Tigerstedt, Arbeiten aus dem physiol. Labor. zu Stockholm. III. Heft.

55. **Tiegel,** P. A. XIII. p. 280.
Grützner, P. A. 28. Bd. p. 174 und 177.
A. Fick, Würzburger Verhandlungen. N. F. II. 1871. p. 150 ff.
Ueber das Phänomen der Lücke. Inaug.-Diss. Bern 1883.

56. **Waller,** Archives de Physiologie. 1882. I. p. 383.

57. **Mareš,** Berichte der k. böhm. Ges. der Wiss. 1891.

58. **Grünhagen,** P. A. 34. Bd. p. 301 und 36. Bd. p. 518.
Werigo, P. A. 36. Bd.
Sewall, Journ. of Physiol. 1880/81. Vol. III. p. 347.

59. **K. Kaiser,** Zeitschr. für Biol. 28. N. F. X.

60. **F. W. Zahn,** P. A. I. p. 256.
Tiegel, P. A. 14. Bd. p. 330.
M. Schiff, Zeitschr. für Biol. VIII. 1872. p. 71.
Fuchs, Zeitschr. für Biol. VIII. 1872. p. 100.
J. Rosenthal, Du Bois Arch. 1881. p. 63.

61. **E. Hering,** W. S.-B. LXXXIX. 1884. III. Abth. p. 219.

I. Die elektromotorischen Wirkungen der Nerven.

1. Der Strom des „ruhenden" Nerven.

Im Jahre 1843 machte Du Bois-Reymond zuerst Mittheilung über galvanische Wirkungen von Seiten durchschnittener Nerven, nachdem bereits zahlreiche Forscher, vor Allem auch Matteucci, sich seit lange vergeblich bemüht hatten, dieses Ziel zu erreichen. Man findet eine vortreffliche und umfassende geschichtliche Darstellung aller dieser Bestrebungen im zweiten Bande des grossen Hauptwerkes von Du Bois-Reymond. Mit unseren heutigen Mitteln der Untersuchung ist es ausserordentlich leicht, an jedem beliebigen aus der Continuität eines Kalt- oder Warmblüternerven herausgeschnittenen Stückchen das „Gesetz des Nervenstromes" zu erkennen, welches, abgesehen von Unterschieden der Stärke der in Betracht kommenden Wirkungen, in jeder Beziehung mit dem Gesetze des Muskelstromes übereinstimmt. Hier wie dort verhält sich jeder Punkt der natürlichen unversehrten Oberfläche (des „natürlichen Längsschnittes") positiv zu jedem Punkt eines „künstlichen Querschnittes"; hier wie dort ist die Spannungsdifferenz am grössten, wenn der „Aequator" mit dem Querschnitt durch den ableitenden Bogen verbunden wird, und lassen sich schwache und starke Anordnungen unterscheiden, indem die Punkte des Längsschnittes um so weniger positiv gegenüber dem Querschnitte erscheinen, je näher sie demselben liegen; demgemäss verhält sich auch jeder dem Aequator nähere Punkt positiv gegen jeden entfernteren (schwache Längschnittsströme). Wie beim Muskel, darf man auch annehmen, dass jede einzelne Nervenfaser in derselben Weise elektromotorisch wirkt, wie man es am ganzen Nervenstamm zu beobachten Gelegenheit hat.

Die absolute elektromotorische Kraft des Nervenstromes bestimmte Du Bois-Reymond beim Frosch bis zu 0,022 Dan., beim Kaninchen 0,026 Dan. Während, wie die folgende von L. Frédericq (1) mitgetheilte Tabelle zeigt, die elektromotorische Kraft der markhaltigen Nerven des Frosches, sowie verschiedener Warmblüter nicht erheblich verschieden ist, zeichnen sich, wie zuerst Kühne und Steiner (2) fanden, die aus marklosen Fasern bestehenden Nerven der Wirbelthiere und Wirbellosen durch ein ganz auffallendes Ueberwiegen der elektromotorischen Kraft aus.

Katze	0,018 Dan.
Hund	0,018—0,021 Dan.
Kaninchen	0,020—0,028 Dan.
Ente	0,024 Dan.
Hummer	0,048 Dan.

Am marklosen N. olfactorius des Hechtes, dessen Dicke etwa der eines Froschischiadicus entspricht, beträgt die elektromotorische Kraft nach Kühne und Steiner 0,0215—0,0105 Dan., während sie nach denselben Autoren am Froschischiadicus nur 0,002 bis 0,006 Dan. entspricht. Unter allen Umständen ergiebt sich auch aus diesen Zahlen, dass die elektromotorische Kraft des marklosen Riechnerven vom Hechte beträchtlich jene des markhaltigen Froschnerven übersteigt. Der Unterschied beträgt mehr als die Hälfte. Erst der markhaltige N. opticus vom Hechte, dessen Querschnitt um viele Male grösser ist als der des Olfactorius, erreicht den niedrigsten Werth (0,0100 Dan.), der an dem letzteren beobachtet wurde. Fragt man nach der Ursache dieses auffallenden Unterschiedes zwischen marklosen und markhaltigen Nerven, so kann man mit Kühne annehmen, „dass entweder die specifische elektromotorische Wirksamkeit der marklosen Nervenfaser eine grössere ist, als die der markhaltigen, oder man kann vermuthen, dass das Nervenmark der markhaltigen Faser selbst elektromotorisch unwirksam ist und diese Kraft nur dem Axencylinder eigen wäre, so dass der gleiche anatomische Querschnitt eines marklosen und markhaltigen Nerven durchaus nicht ihren gewissermaassen elektromotorischen Querschnitten entsprechen könnte, und es würde für die markhaltigen Nerven ein gleicher elektromotorischer Querschnitt, wie ihn der marklose Nerv besitzt, erst dann erreicht sein, wenn der anatomische Querschnitt des ersteren den des letzteren um so viel übertrifft, als eben dort das Mark im Querschnitt einnimmt“ (Kühne und Steiner l. c. p. 160).

Zu Gunsten der Folgerung, dass die elektromotorische Wirksamkeit der markhaltigen Nervenfasern nur dem Axencylinder ohne Betheiligung des Nervenmarkes zukommt, spricht auch das Verhalten der sehr dünnen, marklosen Verbindungsnerven von Anodonta (3), welche bei günstiger Ableitung auffallend starke Ströme liefern, sowie der Mantelnerven von Eledone, deren elektromotorische Kraft nach S. Fuchs (4) bis zu 0,0259 Dan. beträgt, obschon die Dicke bisweilen nicht dem Hüftnerven der grossen siebenbürgischen Frösche gleichkommt. Auffallend gross ist nach den Beobachtungen von F. Gotch und V. Horsley (5) die Spannungsdifferenz zwischen Längsschnitt und künstlichem Querschnitt bei den Spinalwurzeln von Säugethieren. Während die genannten Autoren die elektromotorische Kraft des Demarcationsstromes gemischter Säugethiernerven bei der Katze zu 0,01, beim Affen nur 0,005 Dan. fanden, beträgt dieselbe bei den hinteren Spinalwurzeln des ersteren Thieres 0,025 Dan., für das Rückenmark aber bisweilen sogar 0,046 Dan. bei der Katze, 0,029 Dan. beim Affen. Dass dies nicht allein auf dem grösseren Querschnitt beruht, ergiebt sich aus der Vergleichung des Rückenmarkes junger, mit dicken Nervenstämmen ausgewachsener Thiere.

Bei allen Versuchen über den sogenannten ruhenden Nervenstrom (Demarcationsstrom im Sinne Hermann's) ist es wichtig und wesentlich, dass die Querschnittsableitung möglichst rein sei. Dies ist natür-

lich bei sehr dünnen Nerven durch einfaches Anlegen der Querschnittsfläche viel schwerer zu erreichen als bei dicken. Am besten ist es daher immer, wenn man das Querschnittsende in einer gewissen Strecke abtödtet und vom todten Ende ableitet. Unter Umständen, wo dem Demarcationsstrom des Froschischiadicus höchstens ein Ausschlag an der Bussole von etwa 70 Scalentheilen entspricht, beobachtete ich an den beiden zusammengelegten Muschelnerven, deren Dicke noch immer beträchtlich hinter jener eines einzelnen Froschnerven zurückbleibt, Ablenkungen von 60—200 Scalentheilen. In der Nähe der Demarcationsfläche lässt sich auch an marklosen Nerven eine Zone rasch abnehmender Negativität nachweisen, welche hier ebenfalls „schwache Längsschnittsströme" bedingt, wofür sich in meiner citirten Arbeit, sowie in der Abhandlung von Kühne und Steiner Zahlenbelege finden.

Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten functionell verschiedener Nerven bei Ableitung von zwei Querschnitten, wobei der Strom gleich Null sein müsste, wenn die Negativität beiderseits gleich gross wäre; dieses ist nun aber, wie schon Du Bois-Reymond (6) bemerkte, keineswegs der Fall, vielmehr zeigten sich Unterschiede in dieser Richtung sowohl beim Ischiadicus des Frosches, wie auch bei Warmblüternerven (L. Fredericq 1, p. 68, Anm.). Später fand dann M. Mendelssohn (6), dass an rein centripetal oder rein centrifugal leitenden Nerven gesetzmässige, und wie es scheint, constante Unterschiede der Negativität zweier beliebiger Querschnitte bestehen. An den elektrischen Nerven hatte schon Du Bois-Reymond durchweg grössere Negativität des peripheren Querschnittes gegen den „Aequator" gefunden, so dass der Strom von Querschnitt zu Querschnitt, der sogenannte „Axialstrom", stets eine aufsteigende Richtung hatte; dasselbe ist nun nach Mendelssohn auch bei den (rein centrifugalen) Muskelästen des Ischiadicus vom Kaninchen der Fall, während ebenso regelmässig die Richtung des Axialstromes in den hinteren Wurzeln beim Frosch und Kaninchen, wie auch im Opticus und Olfactorius der Fische eine absteigende ist. In dem gemischten Ischiadicusstamm würde dagegen die Richtung eine wechselnde sein. Dürfte man aus diesen Beobachtungen wirklich ein Gesetz ableiten, so würde dasselbe lauten müssen: die Richtung des axialen Nervenstromes ist der physiologischen Wirkungsrichtung der Nervenfasern entgegengesetzt. Möglicherweise lassen sich diese Erfahrungen in einen Zusammenhang bringen mit den schon früher erwähnten Beobachtungen über Verschiedenheiten der Erregbarkeit und Empfindlichkeit gegen Schädlichkeiten an verschiedenen Stellen gänzlich unversehrter Nerven. Mendelssohn glaubt sich auch überzeugt zu haben, dass die elektromotorische Kraft des Axialstromes um so beträchtlicher ist, je grösser die Zahl der Erregungsimpulse ist, welche den Nerven in der einen oder andern Richtung durchsetzen, je mehr also der Nerv im Organismus in Anspruch genommen wird.

Es ist selbstverständlich, dass aus der Thatsache einer streng gesetzmässigen elektromotorischen Wirkung durchschnittener oder irgendwie verletzter Nerven ebensowenig ein Schluss auf etwaige Präexistenz elektrischer Spannungen im Innern desselben geschlossen werden kann, wie dies beim Muskel der Fall ist. Vielmehr gilt hier ganz ebenso wie dort der Satz, dass der wirklich unversehrte Nerv elektromotorisch unwirksam ist. Es liegt auf der Hand,

dass mit Rücksicht auf die Endigungsweise der Nervenfasern in peripheren Organen oder im Centrum, von einer Ableitung vom „natürlichen Querschnitt“ (im Sinne dieses Ausdruckes beim Muskel) nicht wohl gesprochen werden kann, zumal nicht nur nachgewiesenermaassen die motorischen Endorgane (Muskeln), sondern auch andere (Drüsenzellen) der Sitz elektromotorischer Kräfte sind oder doch sein können. Dies gilt unter Anderem auch von jenem zur Entscheidung der schwebenden Frage, wie es auf den ersten Blick scheint, sehr geeigneten Organ, an welchem bereits Du Bois-Reymond und nachher viele andere Forscher Versuche anstellten, nämlich vom Auge, dessen elektromotorische Wirkungen an anderer Stelle im Zusammenhang zu besprechen sein werden.

Wie die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln, so sind auch jene der Nerven als eine Lebenseigenschaft der betreffenden Gewebselemente zu bezeichnen. Die Nerven der Leiche verlieren allmählich, wiewohl bei Wirbelthieren im Allgemeinen nur sehr langsam, die Fähigkeit, Spannungsdifferenzen zwischen einer frischen Demarcationsfläche und irgend einem Punkte der unversehrten Oberfläche zu entwickeln. Dass dies bei Warmblütern früher der Fall ist als bei Kaltblütern, dass ferner im Körper belassene Nervenstämme ihre normalen Eigenschaften länger bewahren als ausgeschnittene, ist leicht verständlich; ebenso auch das raschere Unwirksamwerden centraler gelegener Strecken, die sich ja überhaupt als minder resistenzfähig erwiesen haben. Mit steigender Temperatur sah Steiner (7) innerhalb gewisser Grenzen die Kraft des Nervenstromes zunehmen und etwa zwischen 14 und 25° ein Maximum erreichen. Bei Siedehitze fand Du Bois-Reymond verkehrten Strom, ebenso Harless in einem gewissen Stadium der Vertrocknung. Im Verlaufe des Degenerationsprocesses, welchem vom Centrum getrennte Nerven nach und nach verfallen, scheint sich die Fähigkeit zu elektromotorischen Wirkungen unter Umständen sehr lange zu erhalten, was begreiflich wird, wenn man berücksichtigt, dass es bei markhaltigen Fasern zunächst die Markscheide ist, welche dem Zerfall entgegengeht. Schiff und Valentin (8) fanden, dass Nerven von Säugethieren und Vögeln, welche am lebenden Thier durchschnitten worden waren, noch Wochen und Monate lang nachher einen normalen Strom lieferten, obwohl sie bereits 8—14 Tage nach der Durchschneidung ihre Erregbarkeit eingebüsst hatten. Schiff selbst giebt an, dass trotz weit vorgeschrittenem Zerfall der Markscheide die Axencylinder noch vorhanden gewesen sind; ein weiterer Beweis für die Bedeutung gerade dieser Theile der Fasern.

Von grossem Interesse sind die zeitlichen Veränderungen, welche der einmal hervorgerufene Demarcationsstrom markhaltiger Nerven in der Folge erleidet, indem sich hierbei ein ganz ähnliches Verhalten herausstellt wie beim Herzmuskel und glattmuskeligen Theilen. Hier hatte Engelmann (9) gefunden, dass die manifeste Kraft des Querschnittes ausserordentlich rasch sinkt, um sofort wieder in voller Stärke hervorzutreten, wenn ein neuer Querschnitt angelegt wird. Die Erklärung ergab sich in dem Umstande, dass die einzelnen Zellindividuen ungeachtet ihrer physiologischen Zusammengehörigkeit für sich absterben, dass der Absterbeprocess auf die unmittelbar verletzten Zellen beschränkt bleibt. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei markhaltigen Nervenfasern gegeben zu sein, obgleich dieselben nicht als

aus einzelnen verschmolzenen Zellindividuen bestehend betrachtet werden können. Schon nach 1—2 Stunden fand Engelmann die Kraft des künstlichen Querschnittes auf 60—25 % des Anfangswerthes, in 20 bis 24 Stunden aber auf mindestens 35 1/2 %, meist aber auf Null gesunken; oft trat auch, wie schon früher beobachtet worden war, ein schwacher verkehrter Strom auf. Durch Anfrischen des Querschnittes lässt sich immer sofort die volle ursprüngliche Stromstärke wiederherstellen.

Bei Wiederholung dieser Engelmann'schen Versuche fand H. Head (10) die Abnahme des Demarcationsstromes namentlich an den Nerven von Sommerfröschen ausserordentlich auffallend, so dass das Wachsen der Kraft infolge des Anlegens eines neuen Querschnittes hier besonders deutlich bemerkbar wird. Schon nach 14 Minuten sah Head den aussergewöhnlich starken Ruhestrom um 1/5 seines ursprünglichen Werthes sinken. 28 Minuten nach Beginn des Versuches wird ein neuer Querschnitt gemacht, wonach der Nervenstrom unmittelbar in seiner früheren Kraft wiedererscheint. In der Regel machte sich dann sogar eine beträchtliche Steigerung der Kraft über die ursprüngliche Grösse bemerkbar. In einem speciellen Falle ergab der Ruhestrom eines Froschischiadicus eine Ablenkung von 155 Scalentheilen, 20 Minuten später nur noch 32 Scalentheile. Nach Anlegen eines neuen Querschnittes stieg der Strom sofort auf 120 Scalentheile, um nach abermaligem raschen Sinken bei Anlegen eines neuen (vierten) Querschnittes (33 Minuten nach Beginn des Versuches) einen Ausschlag von 232 (!) Scalentheilen zu verursachen. Die Erklärung für dieses auffallende Verhalten würde nach Engelmann in dem Umstande zu suchen sein, dass der Absterbeprocess der verletzten Nervenfasern bei dem nächsten Ranvier'schen Schnürringe Halt macht, doch lässt sich dieselbe Thatsache auch am N. opticus (der Fische, Kühne 9), dessen Fasern keine Schnürringe besitzen sollen, sowie an marklosen Nerven (Biedermann 3), wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise, constatiren, so dass wohl kaum genügender Grund vorliegt, an bestimmte anatomische Grenzlinien in der Continuität der Axencylinder zu denken, an welchen das Fortschreiten des Absterbeprocesses aufgehalten würde. Falls es allgemeine Geltung haben sollte, dass beim Herzmuskel und bei glattmuskeligen Organen die einzelnen Zellindividuen durch Plasmabrücken mit einander in directem Zusammenhang stehen, so würde man wohl auch hier die Wirkung des Anfrischens lediglich darauf beziehen müssen, dass der Absterbeprocess in einiger Entfernung von der Schnittfläche Halt macht, ohne dass vorher gegebene anatomische Grenzen ihn beschränken.

Wie der Muskel durch seinen eigenen Demarcationsstrom erregt werden kann, so ist dies auch beim Nerven möglich. Hierher gehörige Thatsachen sind schon seit Galvani bekannt und in neuerer Zeit besonders von Kühne und Hering (11) untersucht worden. Galvani lagerte den Nerven eines stromprüfenden Schenkels in einem offenen Bogen und liess den Nerven eines andern, von dem ersten völlig isolirten Schenkels derart auf den Bogen fallen, dass der Querschnitt des ersten Nerv einen der beiden Berührungspunkte bildete. In günstigen Fällen zuckten dann beide Schenkel. Du Bois-Reymond legte das Hirnende des mit dem Unterschenkel zusammenhängenden

N. ischiadicus mit Querschnitt und Längsschnitt auf die Bäusche seiner Zinktrogelektroden und schloss und öffnete den Nervenstrom mittels eines Quecksilberschlüssels. „Beim Schliessen und auch beim Oeffnen zuckte der Schenkel, in einigen Fällen auch nur beim Oeffnen.“ In der Folge gab Du Bois-Reymond diesem Versuche noch eine einfachere Form, indem er auf eine isolirende Unterlage zwei lange, mit Kochsalzlösung getränkte Fliesspapierbäusche nahe neben einander legte und den Nerven des stromprüfenden Schenkels mit Quer- und Längsschnitt darüber brückte. Durch rasches Auflegen eines dritten Bausches konnte der Kreis geschlossen werden, wobei wieder eine Zuckung erfolgte (Fig. 201). Da es hierbei wesentlich auf genügende Raschheit der Schliessung und Oeffnung ankommt, so kann man entweder nach Hering (l. c.) die beiden Bäusche, auf welchen der Nerv liegt, zur Hälfte über den Rand einer Glasplatte frei herabhängen lassen und ein mit Kochsalzlösung gefülltes Gefäss von unten her rasch bis zur Berührung nähern oder entfernen, oder man bedient sich wie Kühne (l. c.) zweier Blöcke aus Kochsalzthon, welche sich leicht in jede beliebige Form bringen lassen. Die Zuckungen, welche man auf diese Weise erhält, sind, wie auch Kühne hervorhebt, im günstigen Falle sehr energische. Bei empfindlichen Präparaten erhielt Hering noch kräftige Schliessungs- und Oeffnungszuckungen, wenn die zwischen den Thonblöcken liegende Nervenstrecke bis auf 1 cm vergrössert wurde.

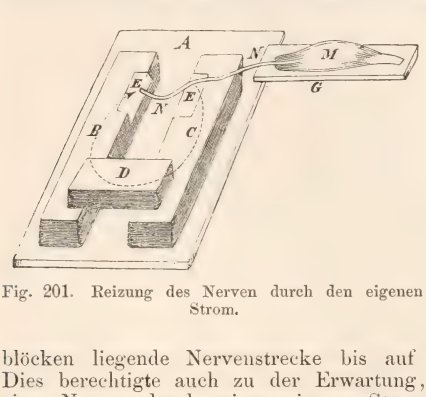


Fig. 201. Reizung des Nerven durch den eigenen Strom.

Dies berechtigte auch zu der Erwartung, dass es gelingen würde, einen Nerven durch seinen eigenen Strom ebenso wie durch Unterbrechungen eines Kettenstromes zu tetanisiren. Kühne bediente sich hierzu eines vibrirenden Quecksilberschlüssels; Hering construirte dagegen einen besonderen kleinen Apparat, welcher es ermöglichte, einen „Tetanus ohne Metalle“ zu erzielen. Dabei wurden „die raschen Hebungen und Senkungen des (oben erwähnten) Schliessungsbausches dadurch herbeigeführt, dass die Zähne eines rotirenden Zahnrades den einarmigen Hebel, an dessen freiem Ende der Schliessungsbausch befestigt ist, heben und eine am Hebel befestigte Feder ihn nach jeder Hebung wieder herabzieht“. „Das einfachste Mittel, eine Erregung des Nerv durch seinen Strom herbeizuführen, besteht, wie Hering (l. c. p. 241) bemerkt, darin, dass man sein Endstück auf einen andern stromlosen feuchten Leiter fallen lässt.“ Metalle (Platin, amalgamirtes Zink) sind hierzu weniger geeignet, da sich ausserordentlich rasch Polarisationsströme störend einmischen. „Während das Fallenlassen des Nervenendes auf einen Tropfen Lymphe, Blutserum oder schwache Kochsalzlösung meist nur einmal von Erfolg ist, weil die beim Wiederaufheben am Nerven haften bleibende Flüssigkeit dem Strome eine dauernde, relativ gute Nebenschliessung giebt, lässt

sich der Versuch öfter wiederholen, wenn man den Nerven auf einen geronnenen Blutstropfen oder auf einen Thonblock fallen lässt, der mit Kochsalzlösung von 0,6 % hergestellt ist." Dass auch ein stromloser Muskel in diesem Sinne eine geeignete Unterlage abgiebt, ist nach dem Gesagten leicht verständlich. „Lässt man also in üblicher Weise den Schenkelnerven, der noch mit dem Unterschenkel in Verbindung steht, auf den Wadenmuskel fallen, so ist eine erfolgende Zuckung kein genügender Beweis dafür, dass der Nerv durch einen Muskelstrom erregt wurde, wenn dies auch meistens der Fall sein wird." Schon Czermak fand, dass Froschschenkel von höchster Erregbarkeit zuckten, wenn ihr Nerv auf Theile des Darmes von Kaninchen oder auf die Nieren oder die Leber auffielen, woraus natürlich ebensowenig auf präexistente Spannungsdifferenzen dieser Theile zu schliessen ist, wie aus der Beobachtung von Donders, dass Froschschenkel unter Umständen zucken, wenn das Schnittende des Nerven auf den Herzbeutel während der Herzpause rasch auffällt (vgl. Kühne l. c. p. 85).

Oft genügt es, wie bei dem Muskel, nur eben den Querschnitt des Nerven mit einem Tröpfchen leitender Flüssigkeit in Berührung zu bringen, um eine Zuckung auszulösen.

Wie Kühne für den Muskel, so bediente sich Eckhardt (12) dieser letzteren Methode zur Untersuchung der chemischen Reizung der Nerven; es handelt sich daher hier wie dort darum, die durch Nebenschliessung des Demarcationsstromes bedingten elektrischen Reizerfolge von den chemischen zu unterscheiden, eine Aufgabe, die in vielen Fällen grosse Schwierigkeiten darbietet oder ganz unlösbar scheint. Kann es kaum zweifelhaft sein, dass die Zuckung, welche man, wie Hering fand, im Moment der Berührung eines frisch angelegten Nervenquerschnittes mit einem Tröpfchen 0,6 % Kochsalzlösung oder der nach Eckhardt ganz unwirksamen concentrirten Lösungen von Zink- und Kupfervitriol beobachtet, wesentlich elektrischen Ursprungs ist, so lässt sich dies schon nicht mit gleicher Sicherheit bei Anwendung der ganz besonders wirksamen Lösungen fixer Alkalien behaupten, wobei allerdings in Betracht kommt, dass die Stärke der Zuckung hier vielleicht lediglich dem Umstande zuzuschreiben ist, „dass sie den Nerven leichter und rascher benetzen als andere Flüssigkeiten und daher eine schnellere elektrische Schwankung im Nerv erzeugen". Für alle Versuche über Erregung der Nerven und Muskeln durch den eigenen Strom ist, wie schon erwähnt, grosse Erregbarkeit der Präparate wesentliche Vorbedingung; dieselben lassen sich daher im Allgemeinen auch nur während der kalten Jahreszeit mit Aussicht auf Erfolg anstellen. Wenn man dann mit Nerven von Fröschen experimentirt, die im kalten Raume (etwa bei 0° C.) aufbewahrt wurden, so ist ein Umstand bemerkenswerth, auf welchen Hering wieder die Aufmerksamkeit lenkte, nämlich die ausserordentliche Neigung zu tetanischer Erregung, die unter den erwähnten Umständen, besonders bei R. esculenta, weniger bei R. temporaria, hervortritt. In der Regel genügt schon die einfache Durchschneidung oder Umschnürung des N. ischiadicus, um einen langdauernden ruhigen Starrkrampf des betreffenden Beines herbeizuführen, welcher durchschnittlich um so stärker ist, je höher oben der Nerv durchtrennt wird und nach der

Beruhigung durch Anlegen eines frischen Querschnittes neuerdings hervorzurufen ist.

Da nun derartige höchst empfindliche Präparate selbst bei Anwendung der schwächsten Kettenströme in einen während der ganzen Dauer der Durchströmung anhaltenden „Schliessungstetanus“ verfallen, so erscheint es begreiflich, dass unter diesen Umständen auch die einfache Nebenschliessung des Demarcationsstromes genügen kann, um eine tetanische Erregung zu erzeugen, wie dies Hering vielfach beobachtete. So gelang es nicht nur durch Umbiegen eines frisch angelegten Querschnittes des N. ischiadicus bis zur Berührung mit einem möglichst nahe gelegenen Punkte der Längsoberfläche, sondern auch durch Fallenlassen des Schnittendes auf das eines zweiten Nerven kräftige Schliessungszuckungen mit oder ohne nachfolgender klonischer Unruhe auszulösen. Im letzteren Falle trat dies jedoch nur dann ein, wenn beide Querschnitte nicht in einer Flucht zu liegen kamen, sondern der eine Nerv in die Verlängerung des andern fiel und beide Schnittenden aufeinander zu liegen kamen, wobei sich die beiden Demarcationsströme gegenseitig in ihrer Wirkung unterstützen, indem sie den von beiden Schnittenden gebildeten Kreis in gleicher Richtung durchfliessen. (Beide Versuche hatte Hering bereits früher auch mit zwei curarisirten Froschmuskeln (Sartorius) mit Erfolg angestellt.) „Die Thatsache, dass hinreichend erregbare Nerven in dauernde Erregung gerathen, wenn man ihrem eigenen Strom eine gute äussere Nebenschliessung giebt, legt den Gedanken nahe, dass auch die oben erwähnte tetanische Erregung, welche nach Durchschneidung des Schenkelnerven oder des Plexus ischiadicus bei Kaltfröschen auftritt, auch nur durch den Strom bedingt sei, welcher infolge der Durchschneidung entsteht“, da sowohl die Scheiden der einzelnen Fasern, wie auch die gemeinsame Nervenhülle den Einzelströmchen der Fasern eine innere Schliessung geben.

Das bisher Mitgetheilte bezieht sich nur auf motorische Froschnerven. Knoll (13) zeigte jedoch, dass unter Umständen auch centripetal leitende Warmblüternerven durch den eigenen Strom erregt werden können. Die betreffenden Untersuchungen beziehen sich ausschliesslich auf den Halsvagus von Kaninchen und Hunden, und zwar zunächst auf den mit dem Athmungscentrum in Verbindung stehenden, centralen Theil desselben. Schon das Freipräpariren des genannten Nerven führt, besonders, wenn es mit Verletzung desselben verbunden ist, bei Kaninchen häufig zu Verzögerung der Exspiration oder gar zu exspiratorischen Stillständen der Athmung von kurzer Dauer, und gleiche Wirkungen von längerer Dauer lassen sich mit grosser Regelmässigkeit bei Abheben des am Brustende umschnürten und frei präparirten Halsvagus von der Wunde oder bei dem Herausheben aus einer leitenden, indifferenten Flüssigkeit erzielen, besonders wenn der Nerv zuvor peripher von der Schnürstelle durchschnitten wird (vergl. Langendorff 13). Desgleichen beobachtet man bei dem Wiederniedersenken des Vagus auf die Halswunde oder bei Benetzung des Nerven mit einer leitenden Flüssigkeit (Kochsalzlösung von 0,6 %) exspiratorische Stillstände von mehr oder weniger erheblicher Dauer. Da sich zeigen lässt, dass in allen diesen Fällen weder mechanische, noch auch thermische oder chemische Reizwirkungen ins Spiel kommen, und da „alle Umstände, welche nachgewiesenermaassen einen Nervenstrom erzeugen, auf den Erfolg der beschriebenen Ver-

suche begünstigend einwirken", die Athmung ferner unverändert bleibt, wenn man dafür sorgt, dass „bei möglichster Gleichheit aller andern Bedingungen die Herstellung oder Anschwellung einer Nebenschliessung in Wegfall kommt", so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass jene exspiratorischen Wirkungen durch Erregung der im Halsvagus verlaufenden exspiratorischen Fasern infolge einer Schwankung im Eigenstrom des Nerven bedingt sind. Es ist selbstverständlich, dass bei dem Abheben und Senken des Nerven auf die angelegte Halswunde auch die Ströme der verletzten Muskeln wesentlich mit in Betracht kommen. Die nach blosser Durchschneidung oder Abschnürung der in situ befindlichen Vagi häufig zu beobachtenden, vorübergehenden exspiratorischen Wirkungen bezieht Knoll ebenfalls auf eine Erregung des Nerven durch seinen eigenen Strom, und es dürfte diese Erscheinung wohl als ein Analogon des Tetanus nach Durchschneidung des Schenkelnerven eines Kaltfrosches aufzufassen sein. Bemerkenswerth ist, dass es nicht gelingt, den peripheren Vagusstumpf durch seinen Eigenstrom wirksam zu erregen und dadurch Verlangsamung des Herzschlages herbeizuführen.

Die grosse elektromotorische Kraft des marklosen Olfactorius vom Hecht lässt es erklärlich erscheinen, dass durch den Strom desselben Froschnerven sehr leicht und sicher erregt werden. In Gestalt eines kurzen Hakens auf das ausgezogene Ende eines Glasstabes genommen, ist dieser feine Nerv, wie Kühne fand, an jeder Stelle eines Froschnerven nach Art eines feinen Elektrodenpaares zu verwenden und erregt immer kräftige Zuckungen des Schenkels, wenn er jenen mit Quer- und Längsschnitt berührt (Kühne 11, p. 97). Es gelang Kühne sogar, den curarisirten Sartorius vom Frosch durch den Demarcationsstrom des Hechtolfactorius zu erregen.

Von besonderem Interesse, insbesondere für die Theorie der Oeffnungszuckung, sind die durch Interferenz zwischen dem Nervenstrom und einem künstlichen Strom hervorgerufenen Erscheinungen, wenn die Reizelektroden in der Nähe eines Querschnittes oder einer aus irgend welchem Grunde elektromotorisch wirksamen Stelle in der Continuität eines Nerven angelegt werden. Schon Pflüger machte seiner Zeit darauf aufmerksam, dass die Erregbarkeit einer Nervenstrecke durch den Eigenstrom in positivem Sinne beeinflusst werden muss, wenn oberhalb derselben ein Querschnitt angelegt oder ein Seitenzweig des Nerven abgeschnitten wird, indem der Demarcationsstrom die betreffende Nervenstrecke in Katelektrotonus versetzt. Verbindet ein ableitender Bogen den Querschnitt oder einen diesem nahe gelegenen Punkt des Längsschnittes mit einem beliebigen anderen Punkt des letzteren, so geht bekanntlich ein Strom durch die zwischen den Fusspunkten gelegene Nervenstrecke in der Richtung vom Querschnitt zum Längsschnitt. Da nun die einzelnen Axencylinder, wie auch der ganze Nervenstamm, ringsum von indifferenten leitenden Hüllen umgeben sind, so müssen, ganz abgesehen von besonderen, bei markhaltigen Nerven gegebenen Verhältnissen, Stromfäden in derselben Richtung innerhalb der Hüllen verlaufen, welche an verschiedenen Stellen der Oberfläche der einzelnen Fasern wie des Gesammtnerven in der Nähe des Querschnittes austreten, wie dies insbesondere Hermann wiederholt betont hat. Sind nun die ableitenden gleichzeitig Reizelektroden, d. h. führen sie dem Nerven

einen künstlichen Strom zu, so wird dieser dem im ganzen System bereits vorhandenen Strom entweder gleich oder entgegengesetzt gerichtet sein, und zwar das erstere, wenn die Anode dem Querschnitt näher liegt. Da nun unter sonst gleichen Umständen die Schliessung eines dem Bestandstrom gleich gerichteten Stromes stärker erregend wirkt, so ist leicht verständlich, dass in der Nähe des Querschnittsendes eines motorischen Nerven absteigend gerichtete Ströme wirksamer sind als aufsteigend gerichtete. Mit Rücksicht auf frühere Auseinandersetzungen ist ohne Weiteres klar, dass es sich bei diesen Interferenzwirkungen zwischen Reiz- und Nervenstrom streng genommen nicht um Addition und Subtraction der betreffenden Ströme handelt (ein Reizstrom um den Betrag des Nervenstromes vermehrt oder vermindert würde, wie Grünhagen richtig bemerkt, in seinen physiologischen Wirkungen kaum wesentlich geändert), sondern um polare Stromeswirkungen, welche an Stellen ausgelöst werden, deren Anspruchsfähigkeit durch den im Nerven selbst sich abgleichenden Bestandstrom im einen oder andern Sinne verändert wurde.

Giebt es in der Continuität des undurchschnittenen Nerven elektromotorisch wirkende (negative) Stellen, so werden dieselben Betrachtungen natürlich auch hier gelten müssen. Grützner (14) ist in der That geneigt, alle in der Continuität sonst unversehrter Nerven zu beobachtenden Veränderungen der Anspruchsfähigkeit und so insbesondere auch die von Hermann und Fleischl beschriebene Ungleichheit der Wirkung gleich starker, aber entgegengesetzt gerichteter Ströme in verschiedenen Strecken eines und desselben Nerven auf Spannungsdifferenzen zu beziehen, welche durch die Präparation erzeugt werden.

Tastet man mit unpolarisirbaren Elektroden bei einer Spannweite von 5—8 mm den Ischiadicus eines Frosches ab, so findet man nach Grützner regelmässig unterhalb des Abganges der Oberschenkeläste einen absteigenden, oberhalb des M. gastrocnemius dagegen einen aufsteigenden Strom. Etwa in der Mitte zwischen Hüfte und Knie ist eine Stelle, von der aus keine Ströme zur Bussole abgeleitet werden können (Fleischl's „Aequator"). Zweifellos werden jene Spannungsdifferenzen bedingt durch die vom Hauptstamm abgehenden Nebenäste. Werden diese möglichst geschont, so sind die Ströme sehr schwach. Jede Verzweigungsstelle eines Nerven ist in diesem Sinne sozusagen prädestinirt für das Auftreten von Spannungsdifferenzen, indem sie einen besonders geeigneten Angriffspunkt für allerlei Schädlichkeiten darzustellen scheint.

„Da wo die Ströme im Nerven selbst absteigend sind, erweisen sich in hervorragender Weise wirksam absteigende, da wo das Umgekehrte stattfindet, aufsteigende Reizströme. Haben dagegen der Nerven- und der Reizstrom entgegengesetzte Richtung, so wird die Wirkung des Reizstromes geschwächt oder völlig aufgehoben" (Grützner l. c.). Fleischl (15) suchte später diese Deutung als unzutreffend zu erweisen, indem er seinem „Zuckungsgesetz" entsprechende Wirkungen auch an Nerven beobachtete, deren Spannungsdifferenzen durch einen künstlichen Strom compensirt worden waren; dem gegenüber muss jedoch, wie schon Grützner und Hermann betonten, hervorgehoben werden, dass durch Compensation nur der im angelegten Bogen fliessende Stromzweig aufgehoben wird, nicht aber auch die im Innern des Nerven (oder Muskels) bestehenden Spannungsdifferenzen beziehungsweise die ihnen entsprechenden Stromzweige.

Ein interessanter Fall von Interferenzwirkung des Nerven- und Muskelstromes liegt in der Thatsache vor, dass, wie Hering (11) fand, der oben erwähnte Durchschneidungs-Tetanus an Präparaten selbst der empfindlichsten Kaltfrösche vollständig ausbleibt, wenn man mit einem einzigen Schnitt den ganzen Oberschenkel durchtrennt, wobei die im Nerven aufsteigend gerichteten Ströme der durchschnittenen Muskeln auf den ersteren wirken und dessen Strom compensiren.

Sowie es beim quergestreiften, durch Curare entnervten Muskel (Sartorius) durch Interferenz des Demarcationsstromes mit einem künstlichen Reizstrom zur Auslösung „scheinbarer Oeffnungszuckungen" kommen kann, so ist das Gleiche auch für den Nerven der Fall. Die so überaus auffallende Abhängigkeit der Oeffnungserregung von der Nähe der Anode an einem künstlichen Querschnitt des Nerven wurde früher bereits ausführlich erörtert. Es ist nun in hohem Grade wahrscheinlich, um nicht zu sagen sicher, dass diese Querschnitts-Oeffnungszuckungen gar keine echten Oeffnungszuckungen sind, sondern vielmehr Schliessungszuckungen durch den im ableitenden Bogen vorher compensirten Nervenstrom, dass es sich also um eine ganz analoge Erscheinung handelt, wie bei jenen scheinbaren Oeffnungszuckungen verletzter Muskeln (Hering, Grützner, 11).

Bedient man sich eines Rheochords, um einen Kettenstromzweig durch einen mit Querschnitt und Längsschnitt über gleichartige, unpolarisirbare Elektroden gebrückten Nerven zu schicken, wobei die Schliessung oder Oeffnung des Kreises durch einen zwischen Rheochord und Elektroden eingeschalteten Schlüssel vermittelt wird, so wird, wie Hering (11) auseinandersetzt, günstigen Falles, sowohl bei Schliessung wie bei Oeffnung dieses, die äussere Nebenschliessung des Demarcationsstromes vermittelnden „Nervenkreises" eine Zuckung erfolgen können, auch wenn zunächst das Rheochord gar nicht mit einer Kette verbunden ist. Wird dies hierauf bewerkstelligt, und schaltet man auch in diesen (den „Ketten-) Kreis" nebst einem Stromwender einen Schlüssel ein, so muss, wenn der Zweigstrom der Kette im Nerven aufsteigend gerichtet ist und somit bei passender Intensität den Demarcationszweig gerade compensirt, der Reizerfolg verschieden ausfallen, je nachdem man bei schon geschlossenem Nervenkreis den Kettenkreis, oder bei schon geschlossenem Kettenkreis den Nervenkreis schliesst. Die nur im ersteren Falle eintretende „scheinbare" Schliessungszuckung würde, wie man leicht sieht, in Wahrheit eine Oeffnungswirkung des Nervenstromes sein, und ebenso wäre umgekehrt die nach vorheriger Schliessung beider Kreise durch Oeffnung des im Kettenkreis befindlichen Schlüssels auszulösende „scheinbare" Oeffnungszuckung eine Schliessungswirkung des Nervenstromes, wie sich daraus ergiebt, dass sie bei alleiniger Oeffnung des Nervenkreises ausbleibt. „Ist der Zweigstrom der Kette zu schwach, um den Nervenstrom im Nervenkreise zu compensiren, so wird sich gleichwohl sein Einfluss in demselben Sinne, wenn auch nicht in demselben Maasse, geltend machen. Ist er dagegen etwas stärker, als zur Compensation erforderlich ist, so wird der Nerv nach Schliessung beider Kreise thatsächlich aufsteigend, wenn auch sozusagen nur von dem Reste des Kettenstromzweiges durchflossen. Schliesst man also bei schon geschlossenem Kettenkreise den Nervenkreis, so bekommt man keine Zuckung, sofern der Kettenstromzweig nicht allzu stark ist; schliesst

man dagegen bei schon geschlossenem Nervenkreise den Kettenkreis, so gesellt sich zur schwachen und an sich ungenügenden Schliessungswirkung des Zweigstromes der Kette die Oeffnungswirkung des Nervenstromes, und man erhält eine Zuckung."

„Oeffnet man bei zuvor geschlossenem Kettenkreis den Nervenkreis, so erfolgt keine Zuckung, immer vorausgesetzt, dass der im Nerven aufsteigende Kettenstrom nicht so stark ist, dass er trotz seiner theilweisen Compensation durch den Nervenstrom an sich schon Oeffnungszuckung geben müsste. Oeffnet man dagegen bei geschlossenem Nervenkreise den Kettenkreis, so findet der Nervenstrom gleichsam neue Nebenschliessung, und es erfolgt eine Zuckung, welche hier noch verstärkt wird durch den Einfluss der Volta'schen Alternative" (Hering 11).

Man erhält daher, „wenn man mit den schwächsten, durch den Querschnitt des Nerven austretenden Stromzweigen der Kette zu arbeiten beginnt, die Oeffnungszuckung zuerst bei Oeffnung des Kettenkreises und erst mit wesentlich stärkeren Strömen auch bei Oeffnung des Nervenkreises; und analog zeigt sich die „Schliessungszuckung" zunächst bei Schliessung des Kettenkreises und erst bei Verstärkung des Stromzweiges auch bei Schliessung im Nervenkreise".

Tritt der Kettenstrom durch den Querschnitt des Nerven ein (ist er also absteigend), so wird, wie Hering auseinandersetzt, der Erfolg ebenfalls verschieden sein, je nachdem der Kettenkreis bei schon geschlossenem Nervenkreise geschlossen oder umgekehrt verfahren wird. „Denn ersteren Falls wird in die Längsschnittselektrode bereits ein Strom, nämlich der des Nerven, eintreten, welcher durch das Hinzutreten des Kettenstromzweiges nur einen Zuwachs erhält. Wird aber der Nervenkreis erst nach dem Kettenkreise geschlossen, so addiren sich der Nervenstrom- und der Kettenstromzweig schon im Augenblicke der Schliessung und demnach wird der Erfolg der letzteren ein grösserer sein. Ebenso verschwinden bei Oeffnung im Nervenkreise beide Ströme gleichzeitig." „In der That erhält man, wenn man mit dem schwächsten, durch den Querschnitt des Nerven eintretenden Strome beginnt, die Schliessungszuckung zuerst bei Schliessung im Nervenkreise und erst bei stärkeren Strömen auch bei Schliessung im Kettenkreise. Das Analoge gilt von den Oeffnungszuckungen" (Hering 11).

Schon Du Bois-Reymond (Ges. Abhandl. I. p. 196) hat seiner Zeit darauf hingewiesen, dass es bei elektrischen Reizversuchen unter Umständen einen ganz wesentlichen Unterschied macht, ob man den Strom im Haupt- oder Nebenkreise (Ketten- oder Nervenkreis) schliesst oder öffnet. Da jedoch bei den betreffenden Versuchen ausschliesslich metallische Elektroden verwendet wurden, so mischte sich naturgemäss die äussere Polarisation zwischen den thierischen Geweben und Elektroden sehr störend ein.

Als eine eigenthümliche Interferenzwirkung zwischen Reiz- und Nervenstrom ist auch die von Grützner (14) zuerst beobachtete „Lücke" in der Reihe der Oeffnungszuckungen zu betrachten, welche auftritt, wenn eine Nervenstrecke, in welcher ein absteigender Strom vorhanden ist (wie etwa gerade auch am Querschnittsende), mit immer stärker werdenden aufsteigenden Kettenströmen gereizt wird, dann treten Oeffnungszuckungen schon bei sehr geringer Stromesintensität hervor, bei deren Steigerung sie zunächst wachsen, dann bis zum Ver-

schwinden abnehmen, um schliesslich neuerdings an Grösse zuzunehmen. Die Grösse, d. h. die elektromotorische Kraft des Stromes, welcher in einem ableitenden Bogen fliesst, dessen einer Fusspunkt am Querschnitt eines Nerven liegt, während der andere einen Punkt der Längsoberfläche berührt, hängt natürlich sehr ab von der Spannweite des Bogens. Beträgt dieselbe etwa 5—7 mm, so ist erfahrungsgemäss der abgezweigte Stromantheil am grössten, und es wird daher die Compensation durch einen künstlichen Gegenstrom am vollständigsten sein. Viel ungünstiger gestalten sich die Bedingungen dafür bei geringem Abstande der Reiz- (beziehungsweise ableitenden) Elektroden. Dem entspricht es nun, dass die Lücke in der Reihe der Oeffnungszuckungen ersterenfalls viel deutlicher hervortritt, als im letzteren Falle (Ludmilla Nemerowsky 16). Zu einer Erklärung der in Rede stehenden Erscheinung führt nach Grützner (l. c.) die Erwägung folgender Möglichkeiten: „Der Reizstrom kann entweder schwächer, gleich oder stärker als der Nervenstrom sein. Im ersteren Falle würde bei Schliessung des Reizstromes sich der Nervenstrom abschwächen und bei Oeffnung desselben wieder auf seine frühere Höhe zurückkehren. Wäre der Reizstrom gleich dem Nervenstrom, so würde bei Schliessung des ersteren der Nervenstrom (im ableitenden Bogen) auf Null sinken, bei der Oeffnung von Null aus zu seiner vollen Höhe ansteigen. Wäre schliesslich der Reizstrom stärker als der Nervenstrom, so würde bei Schliessung des ersteren in den Nerven ein um den Nervenstrom verminderter und diesem entgegengesetzter Strom einbrechen, bei dessen Oeffnung hingegen dieser verminderte Reizstrom verschwinden und in den momentan stromlosen Nerven der Nervenstrom wieder von Null aus aufsteigen.“ Nach Grützner wirkt nun sowohl derjenige Reizstrom, welcher schwächer ist als der Nervenstrom, wie auch der stärkere, bei der Oeffnung des Kreises erregend; denn ersterenfalls wird die Erregung an einer Stelle ausgelöst, welche durch die Kathode des Bestandstromes wesentlich erregbarer geworden ist, letzterenfalls macht sich dagegen die Wirkung der Volta'schen Alternative geltend, indem in den Nerven ein Strom einbricht, nachdem kurz vorher ein entgegengesetzt gerichteter Strom dieselbe Strecke durchsetzt hat. Das Verschwinden des eben compensirenden Stromes wirkt dagegen nicht erregend, weil hier der von Null aus entstehende Strom an keiner besonders erregbaren Stelle austritt. Mit dieser Auffassung steht in Uebereinstimmung, dass die Lücke der Oeffnungszuckungen an stromlosen Nervenstellen niemals auftritt, es sei denn, dass dieselben durch vorhergehende Behandlung mit stärkeren Strömen polarisirt worden sind. In diesem Falle tritt die „Lücke“ wieder hervor, wenn Reizströme verwendet werden, deren Richtung dem im Nerven gerade vorhandenen Polarisationsstrom entgegengesetzt ist.

Auf einer Interferenzwirkung zwischen dem Nervenstrom und künstlichen Reizströmen beruht endlich auch noch das eigenthümliche Verhalten, welches, wie Hering zuerst näher auseinandersetzte (11), Nerven bei Reizung mit Inductionsströmen in der Nähe ihres Querschnittes zeigen. „Legt man am frisch durchschnittenen oder unterbundenen Nerven die beiden, nur 2—3 mm von einander entfernten Elektroden der secundären Spirale eines Schlittenapparates derart an, dass die eine sich am Querschnitt oder an der Unterbindungsstelle befindet, so erhält man mit äusserst schwachen Strömen schon sehr kräftige Wirkungen, falls die Oeffnungsströme im Nerven abterminal

(d. h. dem Nervenstromzweig gleich) gerichtet sind. Bei atterminaler Richtung dieser Ströme ist dagegen trotz unveränderter Lage der Elektroden und gleicher Stromstärke die Wirkung viel schwächer oder bleibt ganz aus. Rückt man bei abterminaler Richtung der Oeffnungsströme die Elektroden weiter und weiter vom Querschnitt weg, so nimmt ihre Wirkung schnell ab und verschwindet bald gänzlich. Sind dagegen die Oeffnungsströme atterminal gerichtet, so nimmt ihre Wirkung beim Abrücken der Elektroden vom Querschnitt schnell zu, erreicht bald ein Maximum und nimmt endlich bei noch weiterem Abrücken meistens wieder ab, um endlich ebenfalls ganz zu verschwinden."

II. Elektromotorische Wirkungen der Nerven bei der Thätigkeit (Actionsströme).

Bekanntlich giebt sich der thätige Zustand der Nervenfasern durch gar keine direct sichtbaren Veränderungen am Nerven selbst kund, so dass man stets darauf angewiesen ist, um die Thätigkeit des Nerven zu erkennen, denselben in Verbindung mit dem Muskel oder überhaupt dem Erfolgsorgane zu lassen. Es dient dieses dann gleichsam als Reagens für den Nerven, da an diesem selbst weder optisch noch chemisch, noch sonst irgendwie nachweisbare Veränderungen beobachtet werden können. In dem elektromotorischen Verhalten erkannte jedoch Du Bois-Reymond ein Mittel, den thätigen Zustand des Nerven an diesem selbst zu erkennen. Unmittelbar nach Entdeckung des Nervenstromes fand Du Bois-Reymond im Jahre 1843, dass derselbe durch Tetanisiren abnimmt, oder eine „negative Schwankung" erleidet, deren Erscheinungsweise mit jener der negativen Schwankung des Muskelstromes im Wesentlichen übereinstimmt. Wie bei dieser letzteren hat Du Bois-Reymond den Nachweis geliefert, dass die Erscheinung als Ausdruck eines veränderten Zustandes des Nerven anzusehen ist und nicht etwa auf irgendwelchen Versuchsfehlern beruht. Es ergiebt sich dies, abgesehen von später noch zu erwähnenden Thatsachen, insbesondere aus dem Umstande, dass die negative Schwankung schon bei sehr schwachen, abwechselnd gerichteten Inductionsströmen und völlig unabhängig von der Länge der Nervenstrecke beobachtet wird, welche zwischen der abgeleiteten und der Reizstrecke liegt, so dass es sich mit aller Bestimmtheit nur um eine, den Zustand der tetanischen Erregung begleitende Verminderung der elektromotorischen Kraft des durchschnittenen Nerven handelt. Der Betrag der negativen Schwankung, bemessen durch die Grösse des durch sie veranlassten Rückschwunges des Bussolmagneten, ist an allen Stellen eines Nerven der Stärke des ursprünglichen Demarcationsstromes proportional und daher am grössten, wenn der Querschnitt und der positivste Punkt der Längsoberfläche, Null, wenn zwei elektrisch gleichartige Punkte abgeleitet werden. Auch im Falle grösster Stärke der negativen Schwankung lässt sich bei Anwendung eines aperiodisch schwingenden Bussolmagneten unmittelbar erkennen, dass die Verminderung des Nervenstromes während tetanisirender Reizung niemals bis zu dessen völliger Annullirung geht, so dass stets ein mehr oder weniger grosser Bruchtheil der Kraft erhalten bleibt. Wie von vornherein zu erwarten war, zeigen marklose Nerven die negative Schwankung des Demarcationsstromes ganz ebenso

wie markhaltige. Kühne und Steiner fanden dieselbe am Hecht-Olfactorius entsprechend der hohen elektromotorischen Kraft des „Ruhestromes" sehr mächtig. Da, wie es scheint, marklose Nerven ähnlich den Muskeln auf Reize von längerer Dauer besser reagiren als auf kurz dauernde Inductionsschläge, so beobachtet man eine erheblich stärkere negative Schwankung, wenn die tetanisirende Erregung durch rasch wiederholte Schliessung und Oeffnung eines Kettenstromes bewirkt wird. Besonders ist dies, wie ich selbst (3) am Muschelnerven fand, der Fall, wenn man den ungünstigen Einfluss des immer gleich gerichteten Stromes durch Einschaltung eines rotirenden Stromwenders, oder einfach dadurch ausschliesst, dass man durch rasch wechselndes Umlegen einer Pohl'schen Wippe reizt. Nach Beendigung der rhythmischen Reizung kehrt der Magnet in der Regel mit abnehmender Geschwindigkeit in seine Ruhelage zurück, oder es bleibt wohl auch bei nicht mehr ganz lebensfrischen Präparaten ein negativer Rest der Ablenkung zurück. Versucht man es, den Muschelnerven in der gewöhnlichen Weise mittelst eines Du Bois-Reymond'schen Schlittenapparates zu tetanisiren und dadurch eine negative Schwankung des Demarcationsstromes zu erzielen, so bleibt in der Regel auch bei den günstigsten Erregbarkeitsverhältnissen des Präparates jeglicher Erfolg aus, selbst wenn die Rollen bis zur Berührung genähert werden. Diese geringe Wirksamkeit kurzdauernder Ströme tritt übrigens auch schon bei Anwendung des unterbrochenen Kettenstromes deutlich hervor, indem dann die Grösse der negativen Schwankung nicht wie unter gleichen Bedingungen bei markhaltigen Nerven mit steigender Reizfrequenz im Allgemeinen zunimmt, sondern gerade im Gegentheil eine Verminderung erfährt, die um so beträchtlicher ist, je rascher die Unterbrechungen des Stromes einander folgen, je kürzer also jeder Einzelreiz ist. Da ein ganz ähnliches Verhalten auch bei elektrischer Erregung des marklosen Scheerennerven des Krebses beobachtet wird, so dürfte es sich hier wohl um eine weitverbreitete Eigenschaft markloser Nerven handeln, welche sich dann in dieser Beziehung den markhaltigen gegenüber ähnlich verhalten würden, wie die glatten zu den quergestreiften Muskeln. Es steht hiermit in Uebereinstimmung, dass an marklosen Nerven selbst schon eine einmalige Schliessung (eventuell auch Oeffnung) eines Kettenstromes in der Regel eine deutliche negative Schwankung des Demarcationsstromes bedingt, was am markhaltigen Froschnerven nur unter ganz besonderen Bedingungen der Fall ist (Biedermann 3).

Präparirt man beide Verbindungsnerven von Anodonta zusammen und legt nach Abtödtung des einen Endes ableitende Elektroden einerseits an den Querschnitt, anderseits an einen etwa 6 mm höher gelegenen Punkt der Längsschnittoberfläche, während zugleich in der Nähe des anderen Endes des zwischen zwei Ständern mässig ausgespannten Nervenpaares unpolarisirbare Reizelektroden angelegt werden, welche unter Zwischenschaltung eines Stromwenders mit 1—2 Dan. Elementen in Verbindung stehen, so beobachtet man nach Compensation des Demarcationsstromes bei jeder Schliessung des Reizkreises eine mehr oder minder beträchtliche Ablenkung des Magneten im Sinne einer Abnahme oder negativen Schwankung des Nervenstromes, deren Grösse, wie sich bald herausstellt, wesentlich mit von der Richtung des Reizstromes abhängt. Fliesst der Reizstrom nach dem ab-

geleiteten Ende hin (was als absteigend bezeichnet werden soll), so ist die Wirkung immer wesentlich stärker als im andern Falle. Die genauere Untersuchung dieser Erscheinung lässt keinen Zweifel daran aufkommen, dass man es hier mit einer Folgewirkung der Erregung des Nerven durch den Kettenstrom und daher mit einer negativen Schwankung im eigentlichen Wortsinne zu thun hat. Dafür spricht nicht nur die Unabhängigkeit der Richtung der Ablenkung von der des Stromes, sondern auch der zeitliche Verlauf der Erscheinung und die Beziehungen, welche, wie sich zeigt, zwischen Stärke und Richtung des Reizstromes einerseits und der Grösse der am Galvanometer zu beobachtenden Wirkungen andererseits bestehen.

Was zunächst den Verlauf der negativen Schwankung betrifft, so gestaltet sich derselbe bei absteigender Stromesrichtung in der Mehrzahl der Fälle so, dass die Ablenkung scheinbar im Momente der Schliessung oder kaum merklich später beginnt, ziemlich rasch ein Maximum erreicht, um dann, noch während der Schliessungsdauer des Stromes, allmählich und zwar Anfangs rasch, dann immer langsamer abzuklingen. Oeffnet man um diese Zeit, so tritt bisweilen eine merkliche Verzögerung des Rückganges, unter Umständen wohl auch eine neuerliche Verstärkung der negativen Ablenkung ein, in der Mehrzahl der Fälle bleibt dagegen die Oeffnung erfolglos, oder es tritt sogar eine positive Nachschwankung hervor, die bei längerem Geschlossenbleiben des Reizstromes noch während der Schliessungsdauer sich entwickeln kann. Diese Ablenkung im Sinne einer Zunahme des Nervenstromes, auf welche unten noch ausführlicher zurückzukommen sein wird, kann, wie in der Mehrzahl der Fälle, kleiner, gleich oder wohl auch grösser sein, als die vorhergehende negative Schwankung. Ihr Auftreten scheint an das Vorhandensein möglichst günstiger Erregbarkeitsverhältnisse der Nerven gebunden zu sein, so dass es auch erklärlich wird, weshalb oft bei den ersten Reizungen eine deutliche positive Nachschwankung auftritt, die später gänzlich fehlt. Bezüglich der Abhängigkeit der beschriebenen Reizerfolge von der Stärke des benützten Stromes ist zu erwähnen, dass am Galvanometer erkennbare Wirkungen überhaupt erst bei einer verhältnissmässig bedeutenden Intensität des Reizstromes, und zwar immer zuerst bei absteigender Richtung desselben, hervortreten, dann rasch an Grösse zunehmen und ein Maximum erreichen, das in der Folge bei beliebiger Verstärkung des absteigenden Stromes nicht überschritten wird, während dagegen die negative Schliessungsschwankung bei aufsteigender Stromesrichtung mit der Verstärkung des Stromes über ein gewisses Maass hinaus sogar abnimmt, beziehungsweise gänzlich ausbleibt. Wie die aufsteigende Schliessung ausnahmslos eine schwächere negative Schwankung des Demarcationsstromes bewirkt, so beobachtet man auch regelmässig ein rascheres Abklingen derselben, als nach Schliessung eines absteigend gerichteten Stromes. Ist die Entfernung der Reizstrecke von der abgeleiteten Bussolstrecke beträchtlich, so kehrt der Magnet in der Regel noch während der Schliessungsdauer in seine Ruhelage zurück; bei geringerem Abstande treten dagegen sehr auffallende, später näher zu beschreibende Wirkungen hervor, die mit den hier zu erörternden Erregungserscheinungen nichts zu thun haben.

In sehr charakteristischer Weise tritt die Verschiedenheit der Wirkung des ab- oder aufsteigend gerichteten Stromes auch bei

der Oeffnung des Reizkreises hervor. Während eine negative „Oeffnungsschwankung" bei absteigender Stromesrichtung im Ganzen nur selten deutlich hervortritt, kann sie bei aufsteigender Stromesrichtung unter Umständen ebenso stark oder sogar stärker sein als die anfängliche Ablenkung bei Schliessung des Reizkreises, die dann in der Regel schon sehr zurücktritt oder wohl gänzlich fehlt. Bei Anwendung hinreichend starker aufsteigender Ströme und grosser Distanz der abgeleiteten und der Reizstrecke bildet dann die negative Oeffnungsschwankung überhaupt den alleinigen Erfolg der Reizung.

Aus den mitgetheilten Erfahrungen ist leicht zu ersehen, dass zwischen der Grösse der bei Schliessung oder Oeffnung eines hinreichend starken Kettenstromes eintretenden negativen Schwankung und der Intensität, Richtung und Dauer des ersteren einfache und gesetzmässige Beziehungen bestehen, welche auf den ersten Blick erkennen lassen, dass es sich der Hauptsache nach um Folgeerscheinungen der Schliessungs- und Oeffnungserregung handelt.

Wir finden sowohl bei Schliessung des absteigenden wie aufsteigenden Stromes eine oft sehr beträchtliche Abnahme der elektromotorischen Kraft zwischen Längsschnitt und Querschnitt des Nerven, die jedoch letzterenfalls ausnahmslos geringer und zugleich von kürzerer Dauer ist. Bleibt der Strom hinreichend lange geschlossen, so klingt die negative Schwankung im Verlaufe mehrerer Secunden entweder vollständig ab, oder es bleibt wohl auch (bei absteigender Stromesrichtung) ein Rest negativer Ablenkung zurück, welcher erst bei Oeffnung des Reizkreises oder gar nicht mehr schwindet. Die Grösse der negativen Schwankung zeigt sich hierbei fast gänzlich unabhängig von dem Abstand der ableitenden und der Reizelektroden; sie nimmt bei Verkürzung der Zwischenstrecke nicht merklich zu, und ebensowenig lässt sie sich durch Verstärkung des absteigend gerichteten Reizstromes über eine gewisse, bald erreichte Grenze hinaus steigern. Ist dagegen der Strom aufsteigend gerichtet, so nimmt mit wachsender Intensität desselben die negative Schwankung sogar ab und bleibt schliesslich aus, zeigt also in dieser Beziehung ein ganz gleiches Verhalten, wie die Schliessungserregung bei aufsteigender Stromesrichtung. Was endlich den Erfolg der Oeffnung betrifft, so macht sich auch hier die weitestgehende Uebereinstimmung geltend zwischen dem Verhalten der Oeffnungserregung, insoweit sie sich bei Reizung motorischer Nerven durch Gestaltveränderungen des anhängenden Muskels äussert, und den Veränderungen des Demarcationsstromes im vorliegenden Falle. Insbesondere gilt dies bezüglich der Abhängigkeit der negativen Oeffnungsschwankung von Stärke und Dauer des aufsteigenden Reizstromes. Immer tritt dieselbe erst bei einer viel höheren Stromesintensität hervor, als die Schliessungsschwankung, und wird um so grösser, je länger der Reizkreis geschlossen bleibt. Bei hinreichend ausgedehnter Schliessungszeit gelingt es daher, selbst bei Anwendung verhältnissmässig schwacher aufsteigender Ströme, noch eine deutliche negative Oeffnungsschwankung zu beobachten. Bei absteigender Richtung des Kettenstromes kommt es im Ganzen nur selten zu einer deutlich ausgeprägten negativen Schwankung bei der Oeffnung; in der Mehrzahl der Fälle ist dieselbe nur durch ein vorübergehendes Zögern im Rückgang des Scalenbildes angedeutet. Am überzeugendsten tritt daher die Uebereinstimmung der galvanischen Reizerfolge am marklosen Muschelnerven und der mechanischen an einem gewöhnlichen

Nerv-Muskel-Präparate bei einer der ersten oder dritten Stufe des Pflüger'schen Zuckungsgesetzes entsprechenden, elektrischen Reizung hervor, indem ersterenfalls eine negative Schwankung (Schliessungserregung) sowohl bei Schliessung des aufsteigenden wie absteigenden Stromes beobachtet wird, während die Oeffnung des Reizkreises ohne sichtbare Wirkung bleibt; andernfalls sind aber die Erfolge bei beiden Stromesrichtungen einander gerade entgegengesetzt, indem dann nur die Schliessung des absteigenden und die Oeffnung des aufsteigenden Stromes eine negative Schwankung bewirkt, während die Schliessung des aufsteigenden und Oeffnung des absteigenden Stromes wirkungslos bleiben.

Ein weiterer Beweis für die ursächliche Beziehung zwischen den in Rede stehenden galvanischen Erscheinungen und der durch den Strom bewirkten Erregung des Nerven ist durch den Umstand gegeben, dass diese wie jene durch Abtödtung des Endstückes der Reizstrecke in gleicher Weise beeinflusst werden. Es wurde früher bereits gezeigt, dass bei dem markhaltigen und marklosen Nerven, wie bei quergestreiften und glatten Muskeln das Zustandekommen der Erregung erschwert oder ganz behindert wird, wenn der Strom an einer irgendwie verletzten Stelle aus- oder eintritt. In der That sieht man nach Abtödtung eines Theiles der Reizstrecke (2—4 mm) die negative Schliessungsschwankung bei aufsteigender Stromesrichtung am Muschelnerven ganz ebenso wegfallen, wie andernfalls die Schliessungserregung des Muskels. Dagegen wird die negative Schwankung bei Schliessung des absteigenden Stromes durch den genannten Eingriff ebensowenig beeinflusst, wie die bei Oeffnung des aufsteigenden, womit zugleich bewiesen ist, dass die erstere Wirkung durch eine von der Kathode, die letztere durch eine von der Anode ausgehende Veränderung des Nerven bedingt wird.

Bei markhaltigen Froschnerven werden analoge Wirkungen offenbar nur durch die für gewöhnlich sehr wenig ausgesprochene Neigung zur Dauererregung durch den in constanter Dichte fliessenden Strom verhindert. In der That beobachtete Engelmann (17) schon vor längerer Zeit, dass bei Nerven, welche sich in jenem eigenthümlichen Zustande befinden, wo jede Schliessung, beziehungsweise Oeffnung eines Kettenstromes zu einer mehr oder minder lang anhaltenden Dauererregung führt, die sich am anhängenden Muskel als Schliessungs- oder Oeffnungstetanus äussert, das Galvanometer bei Ableitung vom Querschnittende dem entsprechend eine negative Schwankung des Demarcationsstromes anzeigt. Um diese Erscheinung an markhaltigen Nerven rein und ungetrübt durch später zu erörternde galvanische Wirkungen zu beobachten, bedient man sich am besten sehr empfindlicher Präparate von Kaltfröschen und prüft die Wirkung bei möglichst grossem Abstand der abgeleiteten von der Reizstrecke unter Anwendung der schwächsten Ströme. Unterhalb der Kathode eines absteigenden Stromes zeigt sich dann regelmässig eine deutliche negative Schliessungsschwankung, die schon bei sehr geringer Stromesintensität ihr Maximum erreicht und immer viel beträchtlicher ist, als bei Schliessung eines aufsteigenden Stromes. Dagegen erfolgt in diesem letzteren Falle in der Regel eine in ihrer Grösse wesentlich von der Dauer der vorhergehenden Durchströmung abhängige negative Ablenkung (als galvanischer Ausdruck des Oeffnungstetanus), die nur langsam abklingt.

Es wurde schon oben bemerkt, dass der negativen Schwankung am marklosen Muschelnerven unter Umständen eine deutliche positive Nachschwankung im Sinne einer Verstärkung des Demarcationsstromes folgt. Schon vorher hatte Hering (18) dieselbe Erscheinung am markhaltigen Froschnerven bei tetanisirender Reizung wahrgenommen, indem auch hier die negative Schwankung des Nervenstromes im Allgemeinen von einer positiven Schwankung gefolgt ist, welche nach Schluss der Reizung eintritt und sich daher unmittelbar an die negative Schwankung anschliesst. Die Angabe Du Bois-Reymond's, „dass die Nadel des Multiplicators nach dem Tetanisiren stets nur mehr oder weniger unvollständig ihren Stand wieder einnimmt", was er auf einen Verlust des Nerven an elektromotorischer Kraft in Folge der vorausgegangenen Erregung bezieht, erweist sich daher, wie Hering zeigt, im Allgemeinen als nicht zutreffend.

Am sichersten lässt sich die Erscheinung beobachten, wenn man den Nervenstrom zuvor compensirt. „Die negative Schwankung findet dann ihren Ausdruck bekanntlich darin, dass der Magnet unter dem Einflusse des jetzt überwiegenden Compensationsstromes aus seiner Gleichgewichtslage im entgegengesetzten Sinne abgelenkt wird. Nach Schluss der Reizung geht nun aber der Magnet nicht nur in die Gleichgewichtslage zurück, sondern über dieselbe hinaus und kehrt sodann entweder sofort oder wenigstens nach kurzer Zeit wieder um und langsam in die Gleichgewichtslage zurück. Hiermit ist die positive Nachschwankung abgelaufen." Wegen des raschen Ablaufes derselben und der Trägheit des Magneten erhält man in der Regel noch stärkere Wirkungen, wenn der Bussolkreis während der Dauer der Reizung geöffnet bleibt und erst unmittelbar nachher in geeigneter Weise geschlossen wird. „Die positive Nachschwankung wächst", wie Hering fand, bis zu einer gewissen Grenze mit der Dauer der Erregung. Sie wird schon bemerklich, wenn die Reizdauer auch nur einen Bruchtheil einer Secunde beträgt, und war nach einer durch eine Secunde dauernden Reizung bisweilen schon beträchtlich. Die von der Reizdauer abhängige Zunahme ist nur bei überhaupt kurzen Reizungen auffällig, weiterhin wächst sie nur noch wenig mit zunehmender Dauer der Reizung, nimmt wieder ab, wenn die Reizdauer eine gewisse Grenze überschreitet, und verschwindet mit weiterem Wachsen derselben schliesslich ganz." Auch Head, welcher sich in der Folge unter Hering's Leitung näher mit der Erscheinung der positiven Nachschwankung beschäftigte, fand (10) dieselbe innerhalb gewisser Grenzen zunehmend mit der Intensität und Dauer der Reizung. Unter günstigen Umständen (besonders an Präparaten von kalt gehaltenen Temporarien) übertrifft der positive Ausschlag nicht selten die vorhergehende negative Schwankung. Bei Esculenten beträgt nach Head der Mittelwerth der grössten positiven Schwankungen etwas über 50 % des Mittelwerthes der grössten negativen, bei Temporarien durchschnittlich über 81 %. Bei „Warmfröschen", welche mehrere Tage lang in einem Raum aufbewahrt wurden, dessen Temperatur auch des Nachts nicht unter 15° C. herabging, fehlt ungeachtet starker negativer Schwankung die positive Nachschwankung immer. Es scheint, dass dieselbe auf einer Veränderung an der Stelle des abgeleiteten Längsschnittpunktes beruht, welche sich daselbst nach Schluss der Reizung entwickelt und in elektrischer Beziehung eine dem Erfolg der Erregung entgegengesetzte Wirkung hat. Man darf

in derselben vielleicht den galvanischen Ausdruck einer Art von Reaction der reizbaren Substanz gegen die vorausgegangene Erregung erblicken, als deren galvanischen Erfolg wir die negative Schwankung betrachten müssen, eines Restitutionsprocesses, der nur unter günstigen Bedingungen voll zur Geltung kommt.

Unter dieser Voraussetzung wird es verständlich, dass innerhalb gewisser Grenzen die Grösse der positiven Nachschwankung mit der Dauer der vorhergehenden Erregung wächst, sowie dass bei wiederholter Reizung die positive Schwankung früher abnimmt als die negative. Denn die Reactionsfähigkeit des Nerven wird wohl in erster Linie durch anhaltende Thätigkeit leiden, wenn mit dieser ein merklicher, wenn auch noch so geringer Stoffverbrauch Hand in Hand geht. Die „Unermüdbarkeit" markhaltiger Nerven zeigt, dass dies in der That nur in einem äusserst geringen, direct nicht nachweisbaren Grade der Fall sein kann. Die positive Nachschwankung (oder richtiger ihr Fehlen) würde demgemäss zur Zeit als einziges sicheres Kriterium des Ermüdungszustandes der Nervensubstanz angesehen werden können. „Der mehr oder weniger erschöpfte Nerv charakterisirt sich zunächst nicht sowohl dadurch, dass er den Reiz mit schwächerer Erregung beantwortet, sondern vielmehr dadurch, dass er nach Ablauf der Erregung nicht mehr mit der Energie des frischen Nerven durch den gegentheiligen Process reagirt. Die Stärke dieser Reaction, welche in der positiven (Nach-)Schwankung ihren Ausdruck findet, ist geradezu ein Maass für die Tüchtigkeit des Nerven." (Head.)

Mit Rücksicht auf die bereits früher besprochene ausserordentliche Resistenzfähigkeit markhaltiger Kalt- und Warmblüternerven gegenüber völliger Unterbrechung ihrer normalen Ernährungsverhältnisse kann es wohl kaum überraschen, wenn die negative Schwankung am Galvanometer als Ausdruck der Erregung, gerade wie diese selbst, an den normal ernährten natürlichen Endapparaten auffallend lange nach dem Freipräpariren des Nerven beobachtet werden kann. So sah schon Hermann (19) an Kaninchennerven häufig galvanische Erregungserscheinungen noch mehrere Stunden, nachdem die Wirkung auf den Muskel, ja selbst die directe Erregbarkeit des letzteren verloren gegangen war. L. Fredericq (1) sah negative Schwankung an Kaninchen-, Hunde- und Pferdenerven bei elektrischer Reizung noch bis zu 24 Stunden nach dem Tode, und Boruttau (20) führt an, dass es gelingt, Froschpräparate bei niederer Temperatur 7—12 Tage aufzubewahren, ohne dass dieselben die Fähigkeit verlieren, bei elektrischer Reizung eine deutliche, wiewohl schwache negative Schwankung zu geben. Endlich würde auch noch die Beobachtung Steinach's (21) zu erwähnen sein, dass eben trocken gewordene Froschnerven nach Aufweichung in 0,6 % Kochsalzlösung wieder deutliche negative Schwankung zeigen. Ausgehend von gewissen, später noch zu besprechenden, rein physikalischen Erscheinungen an sogenannten Kernleitern hält sich Boruttau für berechtigt, aus den erwähnten Thatsachen den Schluss abzuleiten, „dass die Persistenz derjenigen Eigenschaften des Nerven, auf Grund deren die galvanischen Erscheinungen an ihm in der Ruhe (Demarcationsstrom) und bei elektrischen Einwirkungen (negative Schwankung) zu beobachten sind, nicht sowohl dadurch bestimmt wird, dass zugleich auch dasjenige besteht, auf Grund dessen vom Nerven aus auch noch eine Auslösung

von Muskelaction möglich ist, als vielmehr durch die Conservirung der normalen Structur." Es würde also mit anderen Worten „die als negative Stromesschwankung bezeichnete galvanische Erscheinung auch am Nerven des abgestorbenen Präparates eintreten müssen, wenn derselbe solchen elektrischen Einwirkungen unterworfen wird, welche am frischen Präparat ihn zur Auslösung von Muskelaction reizen". Auch durch mechanische Einwirkungen (Zerschneiden, Zerquetschen), sowie bei chemischer Reizung will Boruttau mittels des Capillarelektrometers an „abgestorbenen", über 8 Tage aufbewahrten Froschnerven negative Schwankung gesehen haben, und das gleiche Resultat erhielt er am Vagosympathicus des Hundes 2—3 Tage nach dem Ausschneiden bei mechanischem Tetanisiren.

Wenn man auch an dem Thatsächlichen dieser Beobachtungen nicht zweifeln mag, so wird man doch den daraus gezogenen Schlussfolgerungen kaum beistimmen können. Wenn nicht absolut zwingende Gründe beigebracht werden, ist man, glaube ich, unter allen Umständen berechtigt, daran festzuhalten, dass die negative Schwankung des Nervenstromes ganz ebenso wie die des Muskels als galvanischer Ausdruck der Erregung des lebenden Nerven eine vitale physiologische Erscheinung ist und nicht bloss „wellenförmig ablaufender (physikalischer) Katelektrotonus." Niemand, der die Erregungserscheinungen lebendiger Substanzen von einem allgemeineren Standpunkte aus zu betrachten gewöhnt ist, wird auch nur einen Augenblick daran zweifeln, dass die negative Schwankung als ein specieller Fall der Actionsströme nicht nur bei markhaltigen, sondern auch bei marklosen Nerven, glatten und quergestreiften Muskeln und wahrscheinlich noch vielen andern Arten irritablen Plasmas als Begleit- und Folgeerscheinung jener chemischen Veränderungen anzusehen ist, welche das eigentliche Wesen der Erregung ausmachen. Es scheint durchaus geboten, eine einseitig physikalische Auffassung vitaler Phänomene, die sich neuerdings auf den verschiedensten Gebieten physiologischer Forschung als unhaltbar erwiesen hat, auch in der „Nerven- und Muskelphysik" nicht wieder zu beleben, wo sie lange genug den Fortschritt hemmte. Dass aber andererseits durchaus kein genügender Grund vorliegt, die Nerven, an welchen Boruttau experimentirte, für wirklich abgestorben zu halten und ihnen nicht noch einen Rest von physiologischer Erregbarkeit zuzuschreiben, wird Jeder zugeben, der sich einmal davon überzeugt hat, wie selbst durchschnittene Warmblüternerven (wie z. B. der Vagus), gänzlich freipräparirt und aus der Wunde herausgehoben, also sicher nicht normal ernährt, noch viele Stunden hindurch erfolgreich gereizt werden können, wenn nur eben das Erfolgsorgan (Herz, Athmungscentrum) sich in gutem Zustand befindet. Unter allen Umständen ist aus dem Fehlen der indirecten und selbst der directen Muskelreizbarkeit in keiner Weise auf das völlige Abgestorbensein der zugehörigen Nerven zu schliessen, und trotz des Einspruches von Boruttau wird es bis auf Weiteres erlaubt sein, die Actionsströme und somit auch die negative Schwankung aller irritablen Gebilde unter einheitlichen Gesichtspunkten zu betrachten.

Wenn man sich, wie die vorstehenden Erörterungen wohl hinlänglich beweisen, des Galvanometers wirklich bedienen kann, um durch Beobachtung der negativen Schwankung den Zustand der Er-

regung eines Nerven unabhängig von den Veränderungen eines natürlichen Erfolgsorganes zu erkennen, so haben wir damit, wie leicht ersichtlich ist, zugleich ein Mittel gewonnen, das doppelsinnige Leitungsvermögen in einer völlig einwandfreien Weise zu beweisen, denn reizen wir einen rein motorischen Nerven am peripheren Ende, so zeigt sich am abgeleiteten centralen Schnittende die negative Schwankung ganz ebenso wie im umgekehrten Falle, und ebenso lässt sich bei Reizung eines rein centripetal leitenden (sensiblen) Nerven an einer beliebigen, peripher von der Reizstelle gelegenen Strecke die negative Schwankung nachweisen. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es nun sehr wesentlich,

Die negative Schwankung bei nicht elektrischer Reizung

zu prüfen. Es wurde bereits mehrfach der Thatsache gedacht, dass sich functionell verschiedene Nerven denselben Reizen gegenüber nicht ganz gleichartig, sondern in höchstem Maasse verschieden verhalten. So hat Grützner (22) gezeigt, dass centrifugal und centripetal leitende Nerven bei thermischer Reizung ganz verschieden reagiren, indem durch Erwärmung auf 40—50° C die letzteren fast ausnahmslos stark erregt werden, während die ersteren (mit Ausnahme der Vasodilatatoren) anscheinend nicht gereizt werden. Es wurde aber auch schon hervorgehoben, dass diese Versuche streng genommen keinen Aufschluss über die in den Nerven selbst sich abspielenden Vorgänge geben, sondern dass hier nur aus dem Verhalten der Erfolgsorgane Rückschlüsse gemacht werden. Gerathen diese Apparate in Thätigkeit, wenn ihre Nerven in irgend einer Weise gereizt werden, so kann hinsichtlich deren Erregung natürlich kein Zweifel bestehen. Anderenfalls sind aber offenbar zwei Möglichkeiten denkbar: Entweder die Nerven selbst werden wirklich nicht erregt, oder aber der Erregungsvorgang pflanzt sich wenigstens nicht weiter fort, oder endlich der betreffende Endapparat ist nicht im Stande, auf den ihm zugeleiteten Reiz zu reagiren. (Grützner l. c.)

Ist nun aber wirklich die negative Schwankung der Ausdruck der Erregung des Nerven, so bietet die Untersuchung derselben ein einfaches und bequemes Mittel, die Erregung bezw. Erregbarkeit verschiedener Nerven ganz unabhängig vom Erfolgsorgan bei verschiedenen Reizen zu untersuchen. Hierbei sind wieder zwei Möglichkeiten denkbar: Entweder bedingen gleichartige Reize, auf verschiedene Nerven wirkend, auch eine gleichartige negative Schwankung; dann würde die Ursache des verschiedenen Erfolges in den Endorganen zu suchen sein, oder es könnte entsprechend der Verschiedenheit des Reizerfolges an den letzteren auch die negative Schwankung sich verschieden erweisen; dann würde die Ursache der Verschiedenheit der Wirkungen in den Nerven selbst gelegen sein. Von diesem Gesichtspunkte aus hat Grützner (22) zunächst den Einfluss thermischer Reizung auf die negative Schwankung an verschiedenen Nerven untersucht. Einen hierher gehörigen, allerdings zu mancherlei Einwänden Anlass gebenden Versuch hat schon Du Bois-Reymond (23) angestellt. Er legte den Nerven (Ischiadicus vom Frosch) auf eine Schichte angefeuchteten Schiesspulvers, durch

dessen Abbrennen vom einen Ende her der Nerv successive verkohlt wird. Ungeachtet der zweifellos sehr eingreifenden Reizung aufeinander folgender Querschnitte des Nerven, die übrigens kaum als eine rein thermische aufgefasst werden kann, waren die galvanischen Erfolge sehr geringfügig und jedenfalls nicht zu vergleichen mit den kräftigen Wirkungen bei elektrischer Reizung. Offenbar kann, wie Grützner bemerkt, bei solchen Versuchen eine negative Schwankung schon durch die unvermeidliche Verkürzung der wirksamen Nervenstrecke vorgetäuscht werden.

Auch mittels der inzwischen sehr vervollkommneten Versuchstechnik gelang es in der Folge Grützner nicht, irgend beträchtlichere Wirkungen zu erzielen. Bei Temperaturen von 40—50° C nahm der Demarcationsstrom des Froschnerven zwar merklich ab, allein immer nur in geringem Grade und sehr langsam, auch blieb in der Regel eine dauernde Abnahme des Stromes bestehen, so dass das Phänomen mit dem Ergebniss der elektrischen Reizung kaum zu vergleichen war. Versuche an den vorderen und hinteren Wurzeln ergaben noch weniger sichere Resultate, so dass die Frage, ob thermische Reize stärker auf centripetale als centrifugale Nerven wirken, insoweit sich diese Wirkung in der Grösse der negativen Schwankung äussert, unentschieden bleiben muss. Auch durch mechanische Einzelreize (Abschneiden mit der Scheere) in grösserer Entfernung von der Reizstelle konnte Grützner keine negative Schwankung bewirken. Erst wenn der Schnitt der Längsschnittselektrode auf 10 mm nahe kam, war eine geringe, und zwar dauernde Schwächung des Stromes zu bemerken. Dagegen beobachtete Hering (24) bei Durchschneidung des marklosen Hecht-Olfactorius nicht nur eine starke negative Schwankung, sondern auch eine deutliche positive Nachschwankung, und analoge Wirkungen habe ich selbst am marklosen Muschelnerven constatirt. Steinach (21) gelang es neuerdings, in einwandfreier Weise zu zeigen, dass auch an hierzu geeigneten Froschnerven (besonders von kalt gehaltenen Thieren) jede einmalige Durchschneidung eine unter Umständen sehr erhebliche negative Schwankung bewirkt, deren zeitlicher Verlauf im Allgemeinen dem bei elektrischer Reizung entspricht. Der Spiegel schwingt rasch zurück und erreicht dann viel langsamer wieder seine Ruhelage. Es hängt dies offenbar mit dem langsamen Abklingen der Dauererregung zusammen, das sich ja auch in der Neigung der Muskeln zu tetanischer Erregung bei Reizung der Nerven mit dem Kettenstrome oder durch Nebenschliessung des eigenen Stromes ausspricht. Auch Boruttau (l. c. p. 31) verzeichnete an Froschnerven bei mechanischer Reizung positive Resultate, und zwar sowohl bei einfacher Durchschneidung wie bei mechanischem Tetanisiren.

Bei chemischer Reizung mittels NaCl beobachtete schon Grützner eine allmähliche Stromabnahme, und auch Kühne und Steiner (2) erhielten Negativschwankung des Demarcationsstromes am marklosen Hechtolfactorius unter gleichen Umständen. Ob an der geringen Wirkung nur die ungleichzeitige Erregung der einzelnen Fasern des Nervenstammes Schuld trägt, wie Grützner meint, oder noch andere Momente, ist fraglich.

Nach Abschneiden der gereizten Nervenstrecke oder Auswaschen derselben mit physiologischer Kochsalzlösung sah Steinach die im Verlauf der chemischen Reizung entstandene Verminderung des

Demarcationsstromes sich wieder völlig ausgleichen. Als Reizmittel bewährte sich ihm am besten Alkohol, und es zeigte sich auch hierbei wieder der wesentliche Unterschied zwischen Kalt- und Warmfröschen, indem Eintauchen des centralen Nervenendes bei den ersteren zunächst Tetanus der Beuger verursacht, dem sich später ein heftiger Strecktetanus anschliesst, während ein Nerv-Muskelpräparat von einem Warmfrosch unter gleichen Umständen nur wenige Zuckungen macht, worauf Ruhe eintritt.

Unter allen Umständen muss aber die negative Schwankung des Nervenstromes als ein weit minder empfindliches Reagens der Erregung gelten, als die Reaction des natürlichen Erfolgsorganes. Denn stets tritt, (auch bei elektrischer Reizung) die sichtbare Reaction am Muskel früher, d. h. bei einem grösseren Rollenabstande auf, als die negative Ablenkung am Galvanometer. Der Unterschied der erforderlichen Reizstärke ist bei Warmfröschen immer viel grösser, als bei Präparaten von Kaltfröschen. Steinach reizte mit Inductionsströmen gleichzeitig beide Ischiadici, von welchen der eine mit dem Unterschenkel zusammenhing, während vom andern zum Galvanometer abgeleitet wurde. Bei einem Warmfrosch trat Tetanus bei einem Rollenabstand von 43 cm, negative Schwankung erst bei 27 cm ein, beim Kaltfrosch betrug der Unterschied 39 und 38 cm. Wenn aus allen diesen Versuchen sich auch kein sicherer Schluss hinsichtlich des Vorhandenseins von qualitativen Unterschieden der Nervenfasern ziehen lässt, so weist doch wieder die Thatsache, dass auch bei elektrischer Reizung, wobei alle Fasern gleichzeitig und gleich stark erregt werden, unter Umständen die negative Schwankung auffallend schwach ist oder ganz fehlt, auf derartige Unterschiede hin. Schon L. Fredericq (1) war der ausserordentlich geringe Betrag der negativen Schwankung bei elektrischer Reizung von Säugethiernerven aufgefallen, und dieselbe Thatsache constatirte neuerdings auch wieder Grützner.

An einem künstlich abgekühlten Kaninchen liess sich keine Spur negativer Schwankung nachweisen, obschon dieselbe Erregung des Hüftnerven die Muskeln zu stärkstem Tetanus anregte. Es scheint also, als ob hier die, der negativen Schwankung zu Grunde liegende Veränderung sich nicht fortpflanzte, obschon der ganze Nerv noch an jeder Stelle erregbar und leitungsfähig ist. An normalen Nerven nicht abgekühlter Säugethiere beobachtet man zwar negative Schwankung, aber immer in einem auffallend geringen Grade, verglichen mit der beim Froschnerven. Während hier die stärksten anwendbaren Ströme leicht eine negative Schwankung von 10% des Nervenstromes erzeugen, rufen dieselben bei Säugethiernerven höchstens eine solche von 4% hervor.

In den bisher besprochenen Fällen handelte es sich stets um Erregung des Nerven in der Continuität. Es fragt sich: wie verhält sich die negative Schwankung bei Reizung der natürlichen centralen oder peripheren Endorgane der Nervenfasern? Wieder verdanken wir Du Bois-Reymond die ersten hierher gehörigen Beobachtungen, indem es ihm gelungen ist, beim Ausbruch des Strychninkrampfes eine deutliche Verminderung des Längs-Querschnittstromes an dem mit dem Rückenmark in Zusammenhang befindlichen Nervus ischiadicus vom Frosche zu sehen. In der Ueberzeugung, dass

die negative Schwankung als galvanischer Ausdruck der Erregung zu betrachten sei, vergiftete Du Bois-Reymond einen gehörig fixirten Frosch mit Strychnin, worauf nach Unterbindung der A. iliaca der einen Seite der Nervus ischiadicus derselben Seite in der Kniekehle durchschnitten und bis zur Wirbelsäule freipräparirt wurde. Vom peripheren Schnittende wurde zum Multiplicator abgeleitet. Glückt es nun, dass der Strychninkrampf in dem Augenblicke ausbricht, wenn die durch den Nervenstrom abgelenkte Nadel eben zur Ruhe gekommen ist, so sieht man beim Eintritt des Krampfes die Nadel um mehrere Grade zurückschwingen. Doch ist der Versuch sehr unsicher und sein Gelingen von vielen, nicht sicher zu beherrschenden Nebenumständen abhängig. Dagegen beobachtet man bei künstlicher Reizung der motorischen Zone der Grosshirnrinde sehr regelmässig eine negative Schwankung des Längs-Querschnittstromes am Rückenmark, die sich bei Anwendung des Capillarelektrometers als aus rhythmischen Oscillationen bestehend erweist, wenn gleichzeitig epileptiforme Krämpfe der Muskeln auftreten.

In einem gewissen Gegensatz zu den sehr starken Wirkungen bei Ableitung vom Längsschnitt und Querschnitt des Rückenmarkes steht, wie Gotch und Horsley (5) bemerken, die Geringfügigkeit der Erfolge bei Ableitung vom Schnittende des Nervus ischiadicus während der Reizung der motorischen Zone. Nach den Beobachtungen von V. Horsley nimmt die Grösse der Erregung auf dem Wege vom Rückenmark in den gemischten Nerven um mehr als 80% ab. Derselbe Unterschied macht sich auch dann geltend, wenn nicht die Rinde, sondern die Faserzüge des Stabkranzes direct gereizt werden.

Ist es somit als festgestellt anzusehen, dass centrifugale, von den irgendwie erregten Centren selbst ausgehende Impulse eine negative Schwankung des Nervenstromes bewirken können, so scheint dasselbe auch für sensorische Impulse durch neuere Beobachtungen sichergestellt; einen Versuch, um zu sehen, ob ein sensibler Nerv auf Erregung seiner natürlichen Enden, und zwar durch den adäquaten Reiz, statt Empfindung zu veranlassen, den Magneten des Multiplicators bewegen könne, derart wie der motorische Nerv in dem oben erwähnten Strychninversuch die Nadel statt des Muskels bewegte, war schon Du Bois-Reymond bestrebt zu machen. Er beobachtete negative Schwankung am Ischiadicus des Frosches, wenn der behäutete Unterschenkel mit siedender Salzlösung von den Zehen zum Knie fortschreitend verbrüht oder von concentrirter Schwefelsäure verätzt und erhitzt wurde (23). Allein hierbei handelt es sich, wie Du Bois-Reymond selbst es ausdrückt, wohl mehr um ein „Tetanisiren des Ischiadicus von seinen Hautverzweigungen aus", als um eine Erregung der sensiblen Endorgane der Haut. In der That sah Kühne (9), dass die negative Schwankung bestehen bleibt, wenn man vor der Verbrühung die Haut bis zu einer um den Fuss gelegten Ligatur abzieht und nach dem Durchreissen der Hautnerven wieder zum Knie emporzieht oder dieselbe auch ganz entfernt. Dagegen gelang es Kühne (9) am Hechtauge, später auch beim Barsch und am vollkommensten beim Frosch die negative Schwankung des Opticus bei Lichtreizung der Retina sicher zu erweisen, so dass es als sicher gelten darf, dass der Strom des sensiblen Nerven in diesem Falle auf die gewiss sehr eigenthümliche Erregungsweise des epithelialen Endapparates durch Licht ganz in derselben Weise reagirt, wie der des

gemischten oder motorischen Nerven auf Erregungen aller Art, gleichviel, ob diese von den centralen Ganglienzellen ausgehen oder den Nerven selbst in der Continuität als mechanische, chemische, thermische oder elektrische Reize betreffen. Immer jedoch ist es nur dieselbe wohlbekannte negative Schwankung der stromgebenden Nerven, der wir als Begleiterscheinung der Erregung begegnen, eine Thatsache, die als eine der wesentlichsten Stützen für die herrschende Annahme der physiologischen Gleichwerthigkeit aller Nervenfasern und der Identität des Erregungsvorganges in denselben anzusehen ist. Daneben ist es bemerkenswerth, „dass der Nervus opticus während continuirlicher Reizung seiner Endapparate durch Licht sich nicht anders verhält, wie ein elektrisch tetanisirter, discontinuirlich erregter Nerv. Giebt es Gründe, das Galvanometer im letzteren Falle für ungenügend zu halten, um uns die zu vermuthende Discontinuität der Schwankung wahrnehmen zu lassen, so darf man ihm im ersteren Falle wohl trauen, da keine Gründe vorliegen, die nächsten Folgen anhaltender Belichtung nach Art der meisten sonst bekannten Tetani für discontinuirlich zu halten (Kühne).

Die dauernde Stromabnahme in N. opticus würde also folglich als Phototonus zu benennen sein. (Kühne.) Höchst bemerkenswerth ist die Thatsache, dass auch der Abschluss der Belichtung, d. i. das Aufhören der Erregung durch Licht „oder vielleicht richtiger das Hereinbrechen gewisser, vom Lichte gehinderter retinaler Processe, ebenfalls durch eine letzte negative Schwankung des Opticusstammes angezeigt wird, die für nichts Anderes zu nehmen ist, als für eine abermalige, den Nerven durchlaufende Erregung". Wenn dann der „Phototonus" ein Zeichen des thätigen Zustandes der Opticusfasern ist, so kommt man, wie Kühne (l. c.) mit Recht bemerkt, zu dem Schlusse, „dass Lichtentziehung grössere Effecte zum Centralorgan befördere und intensivere Empfindung (Erregung) auslösen könne, als anhaltendes Einfallen desselben Lichtes ins Auge."

Dabei ist freilich nicht zu vergessen, dass die beobachtete Gleichheit des elektromotorischen Verhaltens in beiden Fällen nichts beweist für die qualitative Gleichheit der chemischen Processe. „Wenn wir", wie Hering bemerkt, „die unendliche Mannichfaltigkeit der verschiedenen chemischen Vorgänge bedenken, durch welche elektrische Ströme erzeugt werden können, müssen wir sicher Bedenken tragen, aus der Gleichheit des elektromotorischen Verhaltens zweier Nervenfasern, insbesondere solcher, deren Reizung zu ganz verschiedenen centralen oder peripheren Reizerfolgen führt, sowie einer und derselben Faser unter verschiedenen Bedingungen den Schluss auf eine Gleichheit der inneren Vorgänge in den Nerven zu ziehen, die Möglichkeit auszuschliessen, dass in gewissen Nerven verschiedene Arten der inneren Aenderung geleitet werden können, oder gar anzunehmen, dass in allen Nerven, mit einziger Ausnahme vielleicht gewisser Sinnesnerven, allenthalben dasselbe geschieht." „Der Muskel, die Drüsenzelle, die Pflanzenzelle, vielleicht jede lebendige Substanz zeigt unter Umständen elektrische Erscheinungen, die sogar in ihrem Auftreten auffallende Analogie mit den elektrischen Erscheinungen am Nerven haben: dürfen wir daraus, fragt Hering mit Recht, schliessen, dass die inneren, chemischen Vorgänge, welche die Ursache dieser Erscheinungen sind, in der lebendigen Substanz aller dieser Theile dieselben sind, oder dass, wenn wir an einer und derselben Substanz in zwei Fällen dieselben elektri-

schen Erscheinungen beobachten, auch die zu Grunde liegenden chemischen Veränderungen in beiden Fällen nothwendig dieselben sind" (Hering 24 p. 19 ff.)? Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es nun, wenn auch vielleicht auffallend, so doch verständlich, dass die, wie früher gezeigt wurde, wahrscheinlich assimilatorisch wirkenden, herzhemmenden Vagusfasern, deren Erregung eine positive Schwankung des Muskelstromes bedingt, sich selbst in Bezug auf ihr galvanisches Verhalten bei der Erregung in nichts von andern Nervenfasern unterscheiden.

Interessante Beobachtungen über negative Schwankung des Stromes centripetalleitender Nerven bei adäquater Reizung der zugehörigen peripheren Endorgane hat S. Fuchs jüngst (25) mitgetheilt. Bekanntlich besitzen die Selachier und speciell auch die Torpedineen unter der Haut eigenartige Canalsysteme, welche sich zum Theil auf der Haut öffnen (Lorenzini'sche Ampullen und Gallertröhren), zum Theil blind geschlossene Blasen darstellen (Savi'sche Bläschen), immer aber zum Nervensystem in nächster Beziehung stehen und unzweifelhafte Sinnesorgane darstellen. Bei Torpedo bilden die Lorenzinischen Ampullen kugelige, durch Scheidewände vierkammerige Blasen, welche in eigene Kapseln eingeschlossen sind, deren es bei Torpedo zwei Paare giebt; das eine liegt an der Schnauze in gerader Richtung vor den Augen und enthält in beiden Kapseln nach der Angabe von Leydig etwa 100 Ampullen, deren Canäle meist gegen den Rand der Körperscheibe ausmünden. Das zweite Paar der Ampullenkapseln liegt weiter nach rückwärts am äusseren Rande des elektrischen Organes. Das System der Savi'schen Bläschen stellt etwa 2—3 mm im Durchmesser haltende, im Leben völlig durchsichtige Bläschen dar, welche den ungefähr viereckigen Raum zwischen den vorderen Enden der elektrischen Organe bis zur Oberlippe hin einnehmen, sich aber auch noch weiter nach rückwärts erstrecken. „Jedes Bläschen besteht aus einer homogenen, bindegewebigen Membran und ist von einer hellen Gallertmasse erfüllt. Der in dasselbe eintretende Nerv durchbohrt ein eigenthümlich verfilztes Gewebe, welches wie ein Polster im untern Theil des Bläschens lagert, und pflegt dann in drei Aestchen zu zerfallen, von denen das mittelste am stärksten ist. Jedes derselben bildet eine Art Sohle, auf welcher erst das eigentliche Sinnesepithel sitzt (Haarzellen vom Charakter der Hörzellen des Corti'schen Organes). Im Bereiche des Kopfes ist es der N. trigeminus, im Bereich des Rumpfes der Vagus, welcher diese Gebilde versorgt.

Wurde nun nach Ausbohren des Gehirns und Rückenmarkes der Trigeminusast präparirt, welcher die lateralen Ampullen und Savi'schen Bläschen versorgt, und das centrale Schnittende des 2—3 cm langen Nerven mit Längs- und Querschnitt auf unpolarisirbare Elektroden gebrückt, so zeigte sich jedesmal eine deutliche, wenn auch geringe Ablenkung am Galvanometer im Sinne einer negativen Schwankung, wenn einfach die Haut über dem seitlichen Packet der Lorenzini'schen Ampullen und über den Savi'schen Bläschen ganz schwach gedrückt wurde. Später stellte sich heraus, dass nur die letzteren für die erwähnten Erfolge verantwortlich zu machen sind.

Es würde dies also der zweite sicher constatirte Fall sein, wo auf Erregung peripherer Sinnesnervenenden durch adäquate Reize

eine negative Schwankung des Demarcationsstromes des durchschnittenen Nervenstammes erfolgt. Wie man sieht, eröffnet sich hier ein weites Forschungsgebiet, dessen erfolgreiche Bearbeitung noch aussteht. Von grösstem Interesse, wiewohl in theoretischer Beziehung noch äusserst unklar sind die elektromotorischen Veränderungen an den centralen Endstationen der höheren Sinnesnerven, d. h. den sensorischen Rindengebieten bei adäquater Reizung der peripheren Sinnesorgane (Auge, Ohr), ein Gebiet, auf welches an dieser Stelle nicht näher einzugehen ist. Wir kehren zunächst wieder zur Untersuchung der negativen Schwankung peripherer Nerven bei künstlicher Reizung zurück.

Trifft ein einzelner, sehr kurz dauernder Reiz, wie etwa ein Inductionsschlag, den Nerven, so lässt sich natürlich mittels des Galvanometers in Folge der Trägheit des Magneten kaum das Vorhandensein, geschweige denn der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung feststellen, und man ist daher gezwungen, wieder zu der Repetitionsmethode mittels des Rheotomes zu greifen, wenn es darauf ankommt, die gleichen Fragen wie beim Muskel auch hier zu lösen. Das Princip der Methode, sowie das Instrument wurden schon früher des Näheren erläutert.

Bei seinen Untersuchungen über den Verlauf der negativen Schwankung des Nervenstromes bei tetanisirender, elektrischer Reizung fand Bernstein (26) zunächst, dass zwischen der Reizung an einem Punkte des Nerven und dem Beginn der negativen Schwankung (d. h. dem Negativwerden) einer entfernten abgeleiteten Stelle eine messbare Zeit vergeht, welche der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im Nerven entspricht und der Entfernung zwischen der Reizstelle und der ersten ableitenden Längsschnittelektrode proportional ist. Der Abstand zwischen Reizstelle und Querschnitt der Nerven ist dagegen gleichgültig. Daraus würde ganz ebenso wie beim Muskel zu folgern sein, dass der Vorgang der negativen Schwankung in der abgeleiteten Strecke genau in dem Momente beginnt, in welchem die Fortpflanzung des Nervenprocesses (der Erregung) bis zur Längsschnittelektrode vorgeschritten ist. Weiter zeigt sich, dass zwischen dem Momente der Reizung durch Inductionsströme und dem Beginn des Negativwerdens an der gereizten Stelle keine merkliche Zeit vergeht. Die negative Schwankung hat kein Latenzstadium. Sowohl beim markhaltigen wie beim marklosen Nerven stimmt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung mit der der Erregung überein, so dass wie beim Muskel das Negativwerden einer Nervenstrecke als der galvanische Ausdruck der Erregung angesehen werden muss. An Cephalopoden-Nerven bestimmte Sigm. Fuchs (4) die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung je nach der herrschenden Temperatur zwischen weniger als 1 m und 3,5 m in der Sec. Sie wuchs ausserdem innerhalb gewisser Grenzen auch mit der Stärke des Reizes.

Es stellte sich ferner heraus, dass der Vorgang der negativen Schwankung in einer von Längs- und Querschnitt abgeleiteten Nervenstrecke kein momentaner ist, sondern eine mit den verfügbaren Mitteln wohl messbare Zeit dauert. Er tritt ferner nicht momentan in seiner vollen Stärke auf und verschwindet ebensowenig plötzlich.

Vielmehr zeigen die Versuche, dass jedesmal, nachdem ein einzelner Reiz erfolgt ist, die Negativität (an der abgeleiteten Längsschnittstelle) innerhalb einer gewissen kleinen Zeit ein Maximum erreicht, um dann langsamer wieder zu verschwinden. Nach seiner Methode, wobei am Rheotom die Schieberstellungen aufgesucht werden, bei denen Anfang und Ende der Schwankung eintritt, und von der der Differenz dieser Stellungen entsprechenden Zeit diejenige Zeit in Abzug gebracht wird, welche der Bussolschluss selbst bei jedem Umgang in Anspruch nimmt, fand Bernstein die Dauer der negativen Schwankung beim markhaltigen Froschnerven zu nur etwa 0,0007 $\left(\frac{1}{1430}\right)$ Secunde. Dieser schon rein theoretisch sehr unwahrscheinliche, äusserst geringe Werth hat sich in der Folge thatsächlich als unrichtig erwiesen. Nachdem schon Hermann (27) aus seinen Versuchen an demselben Object eine wesentlich längere Dauer der negativen Schwankung gefunden hatte (0,0056 Sec.), bestimmte Head (10) dieselbe mittels eines besonderen, von Hering construirten Rheotoms sogar zu 0,024 Sec., also einen Werth, der mehr als 30 mal so gross ist, als der ursprünglich von Bernstein gefundene.

Im Uebrigen wechselte die Dauer der negativen Schwankung mit dem Zustand der Frösche zwischen 0,0079 und 0,0239 Sec. Hermann glaubte die aus seinen Versuchen abgeleitete grössere Dauer der negativen Schwankung zunächst darauf zurückführen zu sollen, dass die von ihm benützte Abkühlung der Nerven den zeitlichen Verlauf der Erregung und der damit verbundenen Negativität jedes Nervenelementes beträchtlich verzögert habe; doch ergaben weitere Versuche, dass auch bei gewöhnlicher Temperatur die Dauer der Schwankung weit grösser ist, als sie Bernstein gefunden hatte. Hermann meint deshalb, dass seine sehr empfindliche Bussole und die Anwendung eines Paquets von 6 Nerven den letzten Theil der allmählich abklingenden Schwankung besser erkennen liesse. Der von Head bestimmte auffallend grosse Werth ist vor Allem daraus zu erklären, dass das von ihm benützte Rheotom gestattete, den absteigenden Theil der Curve jeder negativen Einzelschwankung viel weiter zu verfolgen, als es bei dem Bernstein'schen Verfahren möglich ist, weil durch länger dauernde Schliessungen des Bussolkreises die Wirkung des Schwankungs- oder Actionsstromes auf den Magneten vergrössert und durch grössere Reizfrequenzen viel stärker multiplicirt werden konnte, als dies Bernstein und Hermann möglich war. (S. Fuchs 4.)

Die Versuche von Head bestätigten, dass die Grösse der negativen Schwankung in directer Abhängigkeit von der Grösse des Nervenstromes steht; dagegen ergab sich, dass sie auffallend unabhängig ist von der Ermüdung des Nerven — nach Versuchen von S. Fuchs an marklosen Nerven scheint eine solche Abhängigkeit zu bestehen —, in welcher Beziehung sie sich ganz anders verhält, als die positive Nachschwankung. Endlich zeigte sich, dass die Dauer der negativen Einzelschwankung in hohem Grade von dem jeweiligen Zustande der Frösche beeinflusst wird. An Winterfröschen ergab sich eine relativ lange Dauer der negativen Einzelschwankung trotz relativ kleiner negativer Gesammtschwankung, während die Frühlingsfrösche bei

kurzer Dauer der Einzelschwankungen relativ grosse negative Gesammtschwankung zeigten.

Für den marklosen Cephalopodennerven berechnet sich aus den Versuchen von S. Fuchs (l. c.) die Dauer der negativen Schwankung für stärkere Reize im Mittel zu 0,0113 Sec., für schwächere zu 0,0082 Sec., Werthe, welche zwischen den von Bernstein und Head bestimmten mitten inne liegen. Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, dass mit Hilfe einer dem Hering-Head'schen Verfahren entsprechenden Methode die Dauer der negativen Schwankung noch beträchtlich grösser gefunden würde, als die Head'schen Werthe vom Froschnerven sind.

S. Fuchs wirft auch die Frage auf, welche Bedeutung wohl der Verlängerung der Schwankungsdauer am marklosen Nerven zukommen möchte, und erwähnt die Möglichkeit einer Beziehung zu der langsamen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Erregungsvorganges. In der That wird, wenn, wie nicht zu bezweifeln ist, die Fortleitung der Erregung auf einer irgendwie vermittelten Uebertragung derselben von einem Querschnitt auf den nächst angrenzenden beruht, eine längere Dauer des Processes von Vortheil sein müssen, da ja erfahrungsgemäss marklose Nerven für sehr kurz dauernde Reize viel weniger empfindlich sind, als markhaltige.

Die vorstehend mitgetheilten Thatsachen liefern nun zugleich den Beweis dafür, dass, wie beim Muskel, so auch beim Nerven die tetanische negative Schwankung rhythmisch discontinuirlich und trotz scheinbarer Stetigkeit oscillirender Natur ist, wobei sich sofort wieder die wichtige Frage erhebt, bis zu welcher Grösse die negative Einzelschwankung bei Verstärkung der Reize anwachsen kann, ob, wie dies Bernstein für den markhaltigen Froschnerven gefunden hat, der Demarcationsstrom dem Maximum der Schwankung entsprechend jedesmal gleich Null wird oder sich sogar umkehrt, oder ob, wie beim Muskel, nur eine mehr oder weniger weitgehende Verminderung der bestehenden Spannungsdifferenz im Rhythmus der Reizung sich einstellt. Die Frage lässt sich mittels des Rheotomverfahrens in beiden Fällen derart entscheiden, dass man den Bussolschluss so kurz als möglich macht und dann jene Schieberstellung aufsucht, welche dem Maximum der Schwankung entspricht. Wird dann die Compensation aufgehoben und zunächst der Bruchtheil des Stromes gemessen, welchen das in Rotation befindliche Rheotom im Bussolkreise bestehen lässt, und dann der Schlüssel zum Tetanisiren geöffnet, so erfährt man unmittelbar, ob die Schwankung kleiner, gleich oder grösser als der Ruhestrom ist. Bernstein hatte bei solchen Versuchen in der That gefunden, dass die negative Schwankung bei stärkeren Reizen die Grösse des Ruhestromes von Froschnerven um ein Vielfaches übertreffen könne.

Bei Wiederholung der Versuche hat dann allerdings L. Hermann (27, p. 585) zunächst die Schwankung stets beträchtlich kleiner gefunden als den Ruhestrom, und auch Bernstein selbst hatte schon vorher die Richtigkeit seiner eigenen Beobachtungen bezweifelt (28); indessen konnte Hermann in der Folge doch die ursprünglichen Angaben Bernstein's bestätigen, indem er statt vom thermischen Querschnitte, der beim Anlegen dadurch schädigend wirkt, dass die dünnen Nerven von den Dämpfen des heissen Wassers leiden, vom mechanisch (durch Zerquetschung) angelegten Querschnitte ab-

leitete. Hierbei beobachtete er öfters Fälle, in welchen die negative Schwankung auf ihrer Höhe den Ruhestrom bis über das Doppelte übertraf. Wie Head theoretisch entwickelte (l. c. p. 241 f.), müsste aber, wenn man den kleinen von Bernstein angenommenen Werth für die Dauer der negativen Einzelschwankung (0,0007″) zu Grunde legt, der Schwankungsstrom (d. h. der in Folge der negativen Schwankung im Bussolkreise entstandene Strom) im Augenblicke seiner maximalen Intensität $4^1/_2$—9 mal so stark werden, wie der Nervenstrom, was sehr unwahrscheinlich ist, „solange die Stärke der reizenden Inductionsströme innerhalb jener, allerdings engen Grenzen bleibt, wo eine directe Reizung der Nerven in der abgeleiteten Strecke (Bussolstrecke) durch unipolare Wirkungen mit voller Sicherheit ausgeschlossen ist.“ Seine eigenen Versuche, bei welchen es allerdings die angewendete Methode nicht gestattete, die Intensität des Schwankungsstromes direct festzustellen, sondern nur zu berechnen, wie hoch die Curve der negativen Schwankung mindestens sein muss, nicht aber, wie es das Bernstein'sche Verfahren ermöglicht, wie hoch sie wirklich ist, boten keinen Anlass, so starke Schwankungsströme anzunehmen, wie dies Bernstein und Hermann thun.

Für den marklosen Nerven der Cephalopoden ergaben die Versuche von S. Fuchs durchwegs das Resultat, „dass auch bei jener Schieberstellung (am Rheotom), welche dem Maximum der negativen Schwankung entspricht, diese letztere nur eine mehr oder weniger beträchtliche Schwächung des Ruhestromes bewirkt, nie aber zur Annullirung desselben oder gar zur Stromumkehr führt.“

Unvergleichlich viel schwieriger als bei Ableitung von Längsschnitt und künstlichem Querschnitt gelingt der Nachweis der phasischen Actionsströme zwischen zwei Längsschnittpunkten des unversehrten Nerven. Wie früher auseinandergesetzt wurde, hat Bernstein am quergestreiften Muskel zuerst den Nachweis geliefert, dass beim Ablauf einer direct erzeugten Erregungswelle immer diejenige Stelle, an welcher sich jene gerade befindet, sich gegen alle übrigen, unerregten Punkte negativ verhält. Hermann dehnte dann diesen Satz auch auf die natürlichen Enden des unversehrten Muskels, sowie auf den Fall indirecter Reizung aus und wies das allgemeine Vorkommen doppelsinniger, phasischer Actionsströme an allen unversehrten Muskeln mit Einschluss derjenigen des Menschen nach. Es ist klar, dass von vorneherein auch am Nerven ein ähnliches Verhalten zu erwarten war. Indessen sind, wie leicht zu ersehen, die Schwierigkeiten des Versuches ausserordentlich gross. Bei der grossen Geschwindigkeit der Nervenleitung nämlich sind die Momente, wo die Welle unter zwei Ableitungsstellen hindurchgeht, selbst bei grosser Distanz der letzteren, einander zu nahe, um durch das Rheotom getrennt dargestellt zu werden; macht man ferner die abgeleitete Strecke so lang als möglich, so wachsen die Widerstände, schon ohnehin beim Nerven so gross, sehr beträchtlich, und die Wirkungen werden unmerklich.

Hermann (27) ist es dem ungeachtet gelungen, durch Herabsetzung der Leitungsgeschwindigkeit durch Kälte und durch Anwendung eines Packets von 4—6 Ischiadici der erwähnten Schwierigkeiten Herr zu werden. Es liess sich dann auf das Deutlichste mittels des Rheotoms eine Sonderung der beiden gegenläufigen Ströme erzielen

und so die Thatsache des wellenförmigen Ablaufes einer Veränderung der Nervensubstanz über jeden Zweifel sicher stellen, welche als galvanischer Ausdruck der Erregung durch Negativität charakterisirt ist. Liegt die eine Ablenkungsstelle am künstlichen Querschnitt, so fällt wie beim Muskel die entsprechende Phase aus oder ist wenigstens „bis zur Unnachweisbarkeit vermindert". Ausnahmslos fand Hermann bei seinen Versuchen die zweite Phase niedriger und zeitlich gedehnter als die erste, doch ist dies hier nicht wie beim Muskel auf ein Decrement der Erregung zu beziehen, sondern beruht wesentlich in dem Umstande, dass zur Zeit des Maximums der zweiten Phase die erste noch lange nicht abgelaufen ist. Die beistehende Figur 202 nach Hermann mag zur Erläuterung dienen. „Die Abscissenaxe *o t* bedeutet die Zeiten, positive Ordinaten gleichläufige, negative gegenläufige Stromrichtung; die Curve *A a a* ist der zeitliche Verlauf des Actionsstromes der ersten Ableitungsstelle, *B b b* der des Actionsstromes der zweiten, *A B* die zur Fortpflanzung der Erregung zwischen beiden Ableitungsstellen erforderliche Zeit; *A c c c* ist dann die Curve des resultirenden doppelsinnigen Actionsstromes, dessen zweite Phase (2) niedriger und gedehnter ist, als die erste (1), und ausserdem ihr Maximum an anderer Stelle hat, als das Maximum der Erregung an der zweiten Ableitungsstelle. Der Flächeninhalt der den beiden Phasen entsprechenden Curvenstücke muss übrigens gleich gross sein; daher heben sich beim Tetanisiren ihre Wirkungen auf die Bussole gegenseitig auf."

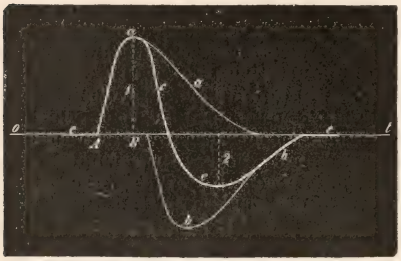


Fig. 202.

Beim Muskel haben wir ein ausserordentlich bequemes Hülfsmittel sowohl zum Nachweis der discontinuirlichen Natur der negativen Schwankung des Demarcationsstromes, wie auch zum Nachweis der Actionsströme des unversehrten, an sich stromlosen Muskels in der Anwendung des physiologischen Rheoskopes und dessen secundärer Erregung. Schon Du Bois-Reymond bemühte sich vergeblich, secundäre Erregung auch von einem Nerven zum andern zu erhalten, und spätere Beobachter sind hierin nicht glücklicher gewesen, so dass es unmöglich schien, mit Hülfe eines erregbaren Nerven zu entscheiden, ob ein anderer erregt sei oder nicht. Von vornherein hätte man allerdings eher das Gegentheil erwarten sollen. Denn die elektrische Schwankung im Nerven ist absolut und relativ genommen ein mächtigerer Vorgang als die des Muskels, und es bleiben somit keine jetzt zu bezeichnenden Gründe übrig, welche uns begreiflich machen, weshalb anscheinend kein Nerv erregend auf einen anderen anliegenden zu wirken vermag. In der That ist es nun aber Hering (11) gelungen, die Möglichkeit echter secundärer Erregung von Nerv zu Nerv sicher nachzuweisen, indem er alle Vortheile, insbesondere auch die gesteigerte Erregbarkeit in der Nähe eines künstlichen Querschnittes,

ausnützte. Wird das periphere Ende eines möglichst erregbaren, von der Wirbelsäule bis zum Knie präparirten und beiderseits abgeschnittenen Ischiadicus von einem Kaltfrosch derart an das centrale Ende eines zweiten, noch mit dem Schenkel zusammenhängenden Nerven angelegt, dass beide Nerven 5—6 mm lang dicht aneinander und ihre Querschnitte in einer Flucht liegen, so compensirt der Demarcationsstrom des einen Nerven sozusagen den des andern. „Gesetzt nun, es verschwände in Folge einer Momentreizung des primären Nerven plötzlich der Längs-Querschnittstrom seines peripheren Endes (durch negative Schwankung bis auf Null), so ist damit für den Strom des anliegenden Nerven die Compensation plötzlich aufgehoben; das in diesem Augenblicke stromlos gewordene Endstück des primären Nerven fungirt jetzt lediglich als eine Nebenschliessung für den Strom des secundären Nerven, und letzterer muss durch die plötzliche Nebenschliessung seines eigenen Stromes schwach erregt werden. Kehrt aber gar der Strom des erregten Nerven seine Richtung um, so wirkt derselbe nach erfolgter Umkehr auf den secundären Nerven als ein schwacher absteigender Strom, der sich zu dem plötzliche Nebenschliessung findenden eigenen Strom dieses Nerven addirt" (Hering).

Wird dann, um die Erregbarkeit möglichst zu steigern, dem peripheren Ende des primären und zugleich dem centralen des dicht anliegenden secundären Nerven durch einen Scheerenschnitt ein neuer gemeinsamer Querschnitt gegeben und dann das centrale Ende des primären Nerven schwach tetanisirt, so sah Hering stets auch eine schwache tetanische Unruhe des secundären Präparates eintreten, wobei Stromschleifen oder unipolare Wirkungen schon dadurch gänzlich ausgeschlossen waren, dass die schwachen Reizströme nur wirkten, wenn die Elektroden in der Nähe des Querschnittes lagen und jede secundäre Wirkung ausblieb, wenn dieselben an eine dem secundären Präparate nähere Stelle des primären Nerven gelegt wurden. Da auch elektrotonische Wirkungen in Folge des grossen Abstandes zwischen dem Reizorte und der Anlagerungsstelle des secundären Nerven ausgeschlossen sind, so ist es schon hierdurch als festgestellt anzusehen, dass wahre secundäre Wirkungen von Nerv zu Nerv möglich sind. Dies liess erwarten, dass der Erfolg noch sicherer und überzeugender ausfallen würde, wenn man sich, statt zwei Nerven mühsam aneinander zu fügen, eines Präparates bediente, in welchem die beiden Nervenfaserbündel, das als primäres und das als secundäres dienende, von Natur in einer Scheide beisammen liegen.

Hering legte daher bei einem Kaltfrosch den Schenkelnerven über dem Knie frei, unterband seine beiden Aeste gemeinschaftlich, durchschnitt sie unterhalb des Fadens, präparirte den Nerven bis in die Nähe seiner Oberschenkeläste frei, durchschnitt hierauf den Plexus ischiadicus und reizte, als alle Muskeln wieder ganz ruhig waren, das Knieende des Nerven mit schwachen Strömen. Sofort geriethen die Muskeln, deren Nerven noch mit dem Plexus in Verbindung standen, in kräftigen secundären Tetanus. Der Versuch misslingt nie, sofern das Präparat so erregbar ist, dass schon die Durchschneidung des Plexus ischiadicus ausser der Zuckung eine schwache und schnell vorübergehende Muskelunruhe am Schenkel zur Folge hat, und wenn der Querschnitt frisch angelegt wurde. Der sichere Beweis, dass es sich auch hier nicht um Stromschleifen, Elektrotonus oder unipolare Wirkungen gehandelt hat, liegt wieder vor

Allem in dem Umstande, dass der Erfolg regelmässig ausblieb, sobald die Elektroden nur wenig vom Querschnitt abgerückt und somit dem Muskel genähert wurden. Im Uebrigen hat Hering an drei Präparaten, und zwar in zwei Fällen zwei-, bezw. dreimal nacheinander beim Zerquetschen des primären Nerven eine schwache partielle Zuckung eines Oberschenkelmuskels eintreten sehen. Es kann dies, wie der ausnahmslose Misserfolg bei andersartigen Reizen, kaum überraschen, wenn man die schon erwähnten Schwierigkeiten berücksichtigt, durch nicht elektrische Reizung eine kräftige negative Schwankung des Nervenstromes herbeizuführen. Bei Anwendung des mechanischen Tetanomotors erhielt neuerdings v. Uexküll mehrfach positive Resultate (29) und lieferte ausserdem noch dadurch einen Beweis für die Richtigkeit der Hering'schen Auffassung, dass das ganze Phänomen auch bei elektrischer Reizung ausbleibt, resp. verlischt, wenn Längs- und Querschnitt des Plexus durch Eintauchen in physiologische Kochsalzlösung in leitende Verbindung gebracht werden, bevor oder während der Actionsstrom auftritt.

III. Die galvanischen Erscheinungen im Elektrotonus.

Es wurde schon früher erwähnt, dass unter dem Einfluss eines Kettenstromes, welcher mit gleichbleibender Dichte irgend einen Theil eines markhaltigen Nerven dauernd durchfliesst, polare Erregbarkeitsänderungen hervortreten, welche nicht, wie beim Muskel, im Wesentlichen auf die Berührungspunkte der Elektroden bezw. die unmittelbar sichtbaren Ein- und Austrittsstellen des Stromes beschränkt bleiben, sondern darüber hinaus nicht nur die intrapolare Strecke ergreifen, sondern sich auch extrapolar mehr oder weniger weit ausbreiten. Dem entsprechen nun, wie Du Bois-Reymond schon 1843 fand, auch Veränderungen im galvanischen Verhalten, welche, wie jene, als eine Theilerscheinung des Elektrotonus zu bezeichnen sind und gewissermaassen nur zwei verschiedene Seiten eines und desselben Vorganges darstellen. Sei nn^1 (Fig. 203) ein Nerv, A und K zwei Elektroden, durch welche ein Kettenstrom in der Richtung von A nach K geleitet wird; A ist also die Anode, K die Kathode des zur Erzeugung des Elektrotonus angewendeten Stromes. Sobald dieser geschlossen wird, werden alle Stellen des Nerven zur Seite der Kathode (von K bis e) negativer, alle Stellen zur Seite der Anode (von A bis e) positiver, als sie vorher waren. Der Grad dieser Veränderungen ist aber nicht an allen Stellen gleich, sondern dicht an den Elektroden am grössten und nimmt mit der Entfernung von denselben ab. Stellen wir von A nach e hin den Grad des positiven Zuwachses durch Linien dar, deren Höhe

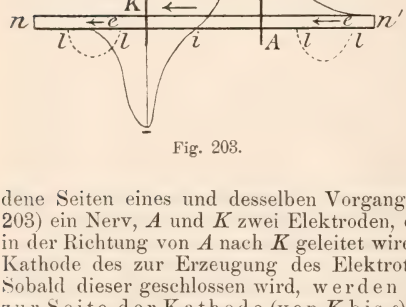


Fig. 203.

den Zuwachs ausdrückt, und verbinden die Kuppen dieser Linien, so erhalten wir eine Curve, deren Gestalt uns ein anschauliches Bild von der an jeder Stelle auftretenden Veränderung der Spannung gewährt. In gleicher Weise stellen wir die Veränderungen an der Kathodenseite dar, nur ziehen wir, um gleich anzudeuten, dass hier die Spannungen negativ werden, die betreffenden Ordinaten nach abwärts vom Nerven als Abscissenaxe. Die beiden Curvenstücke lehren uns nur das Verhalten der extrapolaren Nervenstrecken. In der That wissen wir nicht, wie sich der Nerv in der intrapolaren Strecke verhält, weil es aus äusseren technischen Gründen unmöglich ist, diese Strecke zu untersuchen. Wir können nur vermuthen, dass die Spannungsänderungen sich dort ähnlich gestalten, wie es durch die verbindende, durch (*i*) gehende Linie versinnlicht wird. Es muss ausdrücklich bemerkt werden, dass durch diese Curven keineswegs die wirkliche relative Grösse der Spannungen an den einzelnen Punkten der extrapolaren Nervenstrecke ausgedrückt werden soll, sondern dass dieselben nur ganz im Allgemeinen die Thatsache der allgemeinen Abnahme von den Polen aus versinnlichen.

Da der zu untersuchende Nerv in der Regel von zwei Querschnitten begrenzt und daher von vornherein elektromotorisch wirksam ist, so muss es bei entsprechender Ableitung nothwendig zu einer Interferenz zwischen dem Demarcationsstrom und dem natürlich stets im Sinne des polarisirenden gerichteten elektrotonischen Zuwachsstromes kommen, wodurch an dem einen Ende des Nerven eine negative, an dem andern eine positive Schwankung des Längs-Querschnittsstromes bedingt wird, die so lange dauert als der polarisirende Kettenstrom geschlossen bleibt (Fig. 204). Verschiebt man den ableitenden Bogen vom Querschnittsende nach der Mitte hin, so erhält man, wie leicht ersichtlich, beiderseits von der durchflossenen Strecke stets Ablenkungen am Galvanometer im Sinne des polarisirenden Stromes. Dies wird natürlich auch dann der Fall sein, wenn der beiderseits durchschnittene Nerv in unwirksamer Anordnung aufliegt, d. h. mit zum Aequator symmetrischen Punkten die Bussolelektroden berührt und seitlich davon durchströmt wird. Man kann daher den Thatbestand auch in folgender Weise ausdrücken:

Fig. 204.

Wird durch einen Theil eines markhaltigen Nerven ein constanter elektrischer Strom geleitet, so wird der ganze Nerv unter Beibehaltung seiner ursprünglichen elektromotorischen Wirksamkeit auf allen Punkten im Sinne des polarisirenden Stromes elektromotorisch wirksam, indem jeder beliebige Punkt des Nerven sich gegen jeden in der Richtung des Stromes vor ihm gelegenen Punkt negativ verhält.

Die Grösse der elektrotonischen Ablenkungen nimmt, wie aus der Vertheilung der Spannungen ohne Weiteres ersichtlich ist, mit der Entfernung der abgeleiteten Strecke von den Polen stetig ab, was

besonders in der Nähe dieser letzteren sehr auffallend hervortritt; sie ist ferner abhängig von der Stärke des polarisirenden Stromes, wobei es bemerkenswerth ist, dass mit der Steigerung der Intensität die elektrotonischen Wirkungen fortdauernd zunehmen, ohne dass schliesslich eine Grenze erreicht wird. Versuche von Du Bois-Reymond (29), deren Ziel die Bestimmung des eventuellen Maximalwerthes des Elektrotonus war, hatten nicht den gewünschten Erfolg, zeigten aber, dass die elektromotorische Kraft des Zuwachsstromes auf Seite der Anode und Kathode (Anoden- und Kathodenstrom Grünhagen's) diejenige des gewöhnlichen Längs-Querschnittsstromes um mehr als das 22fache übertreffen kann, ohne noch die Grenze erreicht zu haben. In der Einheit des Daniell'schen Elementes ausgedrückt, betrug die elektromotorische Kraft des Anodenstromes 0,5 Dan., die des Kathodenstromes 0,05 Dan.

Der eben bemerkte Unterschied der Kraft des an- und katelektrotonischen Zuwachsstromes, der sich auch bezüglich der Intensität in gleichem Sinne äussert, tritt in jedem Falle deutlich hervor und bedingt es, dass bei graphischer Darstellung die Spannungscurve auf Seite der Kathode kürzer ausfällt und die entsprechenden Ordinaten niedriger sind, als auf Seite der Anode (Fig. 203). Das Maximum des Anelektrotonus übertrifft unter allen Umständen jenes des Katelektrotonus.

Ein weiteres Moment, welches für die Grösse des Elektrotonus in Betracht kommt, ist die Länge der vom polarisirenden Strom durchflossenen Nervenstrecke. Rückt man einfach die Elektroden der Kette zur Verlängerung der erregten Nervenstrecke allmählich auseinander, so findet man Abnahme der Zuwachsströme mit der Verlängerung der vom Strom durchflossenen Strecke; diese Abnahme ist aber, wie leicht ersichtlich, lediglich durch die Schwächung des polarisirenden Stromes verursacht, welche man durch die Vergrösserung des so grosse Widerstände bietenden Leiters herbeiführt. Sorgt man, wie dies zuerst Du Bois-Reymond gethan hat, durch Einschaltung eines grossen Widerstandes (Alkoholrohr) in den polarisirenden Kreis oder durch Unterbindung der intrapolaren Strecke mit einem feuchten Faden dafür, dass die Intensität des polarisirenden Stromes sich nicht ändert, so sieht man die Grösse des elektrotonischen Zuwachses mit der Verlängerung der durchflossenen wirksamen Strecke wachsen, beziehungsweise mit deren Verkürzung abnehmen. Einen grossen Einfluss übt ferner auf die Stärke der elektrotonischen Wirkungen auch die Richtung des polarisirenden Stromes zur Längsaxe des Nerven aus, und zwar zeigt sich, dass der Zuwachs wie auch die Erregung am grössten ist, wenn der polarisirende Strom den Nerven der Länge nach durchfliesst, dagegen gleich Null bei reiner Querdurchströmung.

Für die theoretische Erklärung und Deutung der elektrotonischen Wirkungen ist vor Allem die Abhängigkeit derselben von der Beschaffenheit und dem jeweiligen Zustande des Nerven von der grössten Bedeutung. Die Vermuthung, dass sie durch ein Hereinbrechen gewöhnlicher Stromschleifen in den Galvanometerkreis bedingt werden, die ja auf den ersten Blick nach dem ganzen Verhalten nicht unbegründet erscheinen könnte, wird sofort durch den Umstand widerlegt, dass Durchschneidung oder Quetschung des Nerven zwischen polari-

sirter und abgeleiteter Strecke jede Spur von Wirkung aufhebt. Es ist dadurch erwiesen, dass die Ausbreitung des Elektrotonus ähnlich wie die der Erregung an die unversehrte Continuität des markhaltigen Nerven gebunden ist. Aber nicht nur eine vollständige Unterbrechung des Leitungsvermögens, sondern auch jede irgend erhebliche Verminderung desselben, sowie überhaupt der Leistungsfähigkeit des Nerven beeinflusst in mehr oder weniger hohem Grade die Stärke des Elektrotonus. An gänzlich abgestorbenen oder sonstwie in ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften eingreifender veränderten Nerven lässt sich kein Elektrotonus, nachweisen oder es treten höchstens Spuren der gesetzmässigen Wirkungen hervor. Die ganze Erscheinung ist somit zweifellos an bestimmte, nur im lebenden, unversehrten, markhaltigen Nerv vorhandene Struktureigenthümlichkeiten geknüpft. Von ganz besonderer Wichtigkeit ist hier vor Allem auch die später noch näher zu berücksichtigende Thatsache, dass unter sonst gleichen Umständen elektrotonische Zuwachsströme in dem bisherigen Sinne weder an marklosen Nerven noch an Muskeln und andern feuchten Leitern (feuchten Fäden) beobachtet werden, so dass unter den erforderlichen Struktureigenthümlichkeiten das Vorhandensein der Markscheide in erster Linie zu stehen scheint.

Die Erfahrung, dass glatte Durchschneidung des Nerven zwischen polarisirter und abgeleiteter Strecke auch dann die Entwicklung des Elektrotonus hemmt, wenn die Schnittflächen möglichst sorgsam wieder aneinander gelegt werden, legt zunächst die Frage nahe, ob sich die zu Grunde liegenden Veränderungen, ähnlich wie die Erregung im Nerven, mit einer messbaren Geschwindigkeit fortpflanzen. Nachdem bereits Du Bois-Reymond gezeigt hatte, dass der Elektrotonus zu seiner Entwicklung so gut wie keine Zeit beansprucht, indem er anscheinend sofort bei Schliessung des polarisirenden Stromes in voller Stärke vorhanden und selbst bei den flüchtigsten Inductionsströmen nachweisbar ist, hat zuerst Helmholtz mit Hülfe des physiologischen Rheoskopes dieselbe Thatsache zu erweisen versucht (30).

Fig. 205.

Bei der bekannten grossen Empfindlichkeit des letzteren für selbst sehr viel schwächere Ströme, als sie hier in Betracht kommen, ist es leicht verständlich, dass die elektrotonischen Zuwachsströme bei Weitem ausreichen, um den Nerven eines stromprüfenden Froschschenkels zu erregen, wenn sie demselben in passender Weise zugeleitet werden. Gelingt es doch sogar, wie schon Du Bois-Reymond gezeigt hat, durch den elektrotonischen Zuwachsstrom eines Nerven einen zweiten anliegenden Nerven in secundären Elektrotonus zu versetzen. Legt man an das eine Ende (*B*) (Fig. 205) eines bei (*A*) polarisirten, markhaltigen Nerven einen zweiten (*CD*) mit einem Theil seiner Länge an, so geräth auch dieser in den elektrotonischen Zustand; das Ende (*D*) befindet sich jedoch in der entgegengesetzten Phase wie (*B*), indem der Zuwachsstrom in (*B*) das eine Nebenschliessung bildende Ende (*C*) des anliegenden Nerven in umgekehrter Richtung durchfliesst. Befindet sich nun dieser noch im Zusammenhang mit Muskeln, so wird sowohl bei Schliessung des polarisirenden Stromes, wie günstigen

Falles bei der Oeffnung eine „secundäre" Zuckung erfolgen, die mit der wahren, durch den Actionsstrom des Nerven bedingten und zuerst von Hering nachgewiesenen secundären Zuckung von Nerv zu Nerv nicht verwechselt werden darf. Eine besonders interessante Form dieser auf dem Elektrotonus beruhenden secundären Zuckung ist die sogenannte „paradoxe Zuckung" Du Bois-Reymond's. Offenbar würden die Bedingungen für die Auslösung der in Rede stehenden secundären Zuckung durch den elektrotonischen Zuwachsstrom besonders günstige sein, wenn die Fasern der beiden Nerven, soweit sie aneinander liegen, so zu sagen ineinander gesteckt, d. h. zu einem einzigen Stamme verschmolzen wären. Dies ist aber beim Ischiadicus des Frosches der Fall, wenn man die beiden Aeste berücksichtigt, in die er sich am Knie spaltet. (Peronaeus und Tibialis, Fig. 206.) Reizt man den einen oder andern auf nicht elektrischem Wege, so gerathen immer bloss die von dem betreffenden Aste innervirten Muskeln und niemals auch die dem andern zugehörigen in Erregung. Wird aber z. B. der Tibialis in nicht zu grosser Entfernung von der Gabelungsstelle von einem elektrischen Strome durchflossen, so zuckt bei der Oeffnung und Schliessung nicht bloss der Muskel *A*, sondern auch der vom Peronaeus versorgte *B*, weil der primär elektrotonische Nerv den andern mit ihm weiterhin zu einem gemeinsamen Stamme vereinigten Nerven in secundären Elektrotonus versetzt. Da auch die kürzesten Stromstösse oder Inductionsströme elektrotonisirend wirken, so ist klar, dass man bei tetanisirender Reizung des primären Nerven leicht auch secundären Tetanus wird erzielen können. Stets nehmen, wie mit Rücksicht auf das rasche Wachsen der Spannungen in der Nähe der polarisirten Strecke leicht ersichtlich ist, die Reizwirkungen sowohl des primären wie secundären Elektrotonus mit der Annäherung der polarisirten an die abgeleitete Strecke rasch zu, wodurch, wie oben schon erwähnt wurde, ein Mittel gegeben erscheint, die wahre secundäre Erregung von Nerv zu Nerv von der paradoxen Zuckung zu unterscheiden (Hering 11).

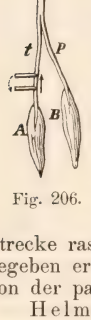


Fig. 206.

Helmholtz benützte nun diese letztere in folgender Weise, um die zeitlichen Verhältnisse der Etablirung der galvanischen Veränderungen im Elektrotonus zu ermitteln. An den N. ischiadicus, welcher noch mit dem Gastrocnemius in Zusammenhang stand, wurde ein zweiter freipräparirter Nerv derart angelegt, dass die dem zeichnenden Muskel nähere Hälfte seines Nerven in Berührung mit der entsprechenden Hälfte des andern gebracht wurde (Fig. 207). Elektrotonische Reizung entsprechender Stellen am centralen Ende beider Nerven lieferte nacheinander zwei Zuckungen, von denen die eine durch directe Reizung des Muskelnerven, die andere durch secundären Elektrotonus bewirkt war. Es zeigte sich, dass die secundäre Zuckung vom Nerven aus nicht merklich später eintritt als die primäre, woraus Helmholtz den Schluss zieht, „dass der elektrotonische Zustand nicht merklich später eintritt als der ihn erregende elektrotonische Strom" und somit nicht, wie die Erregung, eine messbare Zeit braucht, um sich über den Nerven extrapolar auszubreiten. Schon Du Bois-Reymond hat jedoch darauf aufmerksam gemacht (6, p. 258), dass aus dem Helm-

holtz'schen Versuche streng genommen nur gefolgert werden könne, dass sich die dem Elektrotonus zu Grunde liegenden Veränderungen und der Erregungsvorgang mit derselben Geschwindigkeit im Nerven fortpflanzen. Dies ergiebt sich unmittelbar aus der folgenden Erwägung von Hermann (19, p. 162). „Ist die Zeit zwischen Reizung und Zuckung des Muskels (*M*) (Fig. 207) die gleiche, mag bei *a* oder *b* gereizt werden, so beweist dies, dass der Elektrotonus, um im Nerven 1 von *a* bis *c* sich auszubreiten, so viel Zeit braucht wie die Erregung, um im Nerv 2 von *b* bis *c'* zu gelangen. Aber wenn der Elektrotonus in *c* stark genug ist, um den zweiten Nerven zu erregen, so wird er in *c'* gewiss mindestens ebenso stark direct erregen, wenn er durch Reizung bei *b* im Nerven 2 direct erzeugt wird; mit andern Worten: bei der angewandten Reizstärke wird der Nerv 2, sobald der Strom bei *b* applicirt ist, bis *c'* direct erregt, und der Versuch beweist also nur, dass der Elektrotonus sich in beiden Nerven mit gleicher Geschwindigkeit ausbreitet; über die Grösse dieser Geschwindigkeit giebt er jedoch keinen Aufschluss."

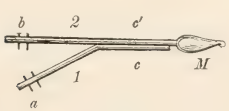


Fig. 207.

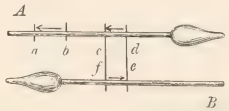


Fig. 208.

Eine Reihe anderer Versuche bezieht sich auf die zeitliche Entwicklung der elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen, welche ja, wie schon Pflüger gezeigt hat, zu den galvanischen Erscheinungen in nächster Beziehung stehen und so zu sagen nur ein anderes Symptom oder eine andere Seite desselben zu Grunde liegenden Vorganges im Nerv darstellen. Man wird daher berechtigter Weise aus den Verhältnissen der zeitlichen Entwicklung der einen Veränderung auf die der anderen schliessen dürfen. Pflüger (31) hat übrigens, wenigstens für den Anelektrotonus, direct durch den Versuch erwiesen, dass die Erregbarkeitsveränderung völlig gleichzeitig mit der galvanischen Veränderung eintritt.

Wird (Fig. 208) das centrale Ende des Nerven eines gewöhnlichen Nerv-Muskel-Präparates dauernd von einem starken aufsteigenden Strom (*a b*) durchflossen, so geräth natürlich die myopolare Strecke des Nerven in den Zustand des Anelektrotonus; durch ein zweites, innerhalb derselben angelegtes Elektrodenpaar (*c d*) kann der betreffende Zuwachsstrom dem Nerv (*B*) eines andern Präparates zugeleitet werden, so dass derselbe in demselben Abstand vom Muskel, aber in entgegengesetzter Richtung, d. h. bei der gegensätzlichen Lage beider Präparate, wieder aufsteigend durchströmt wird. Sobald nun unter der Voraussetzung einer mit einer gewissen Geschwindigkeit von der polarisirten Strecke (*a b*) aus erfolgenden Fortpflanzung der elektrotonischen Veränderung der primäre Nerv (*c d*) elektromotorisch zu wirken beginnt, wird sich im gleichen Augenblick ein Zweigstrom durch (*e f*) ergiessen und diesen Nerven secundär erregen. Aus dem Umstande nun, dass in diesem Falle immer nur der Muskel (*B*) und niemals der des primären Präparates (*A*) zuckt, schliesst Pflüger,

dass zu der Zeit, wo der elektrotonische Zuwachsstrom durch die Strecke (*c d*) des ersten Nerv-Muskel-Präparates fliesst und den zweiten Muskel zu secundärer (paradoxer) Zuckung anregt, auch schon die Erregbarkeit in (*c d*) so weit herabgesetzt ist, dass derselbe Zuwachsstrom, der den zweiten Muskel erregt, den ersten ganz ruhig lässt, d. h. mit andern Worten: die Erregbarkeitsveränderung ist gleichzeitig mit der entsprechenden galvanischen Veränderung vorhanden.

Spätere Versuche, welche von verschiedenen Autoren in der Absicht angestellt worden sind, die eigentliche, uns hier beschäftigende Grundfrage zu entscheiden, wie sich nämlich die absolute Zeit der Entwicklung der elektrotonischen Veränderungen des Nerven nach Schliessung des polarisirenden Stromes verhält, haben bisher nicht zu übereinstimmenden Resultaten geführt. Nach Wundt (33), welcher eine umfassende und ausserordentlich verwickelte Untersuchung über den zeitlichen Verlauf der elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen am Nerv-Muskel-Präparat des Frosches anstellte, sind dieselben nicht gleichzeitig mit der Schliessung des polarisirenden Stromes an allen Stellen des Nerven entwickelt, sondern breiten sich von den Polen aus mit einer verhältnissmässig sehr geringen, jedenfalls immer leicht messbaren Geschwindigkeit von Querschnitt zu Querschnitt ganz nach Analogie des Erregungsvorganges wellenförmig aus. In diesem Sinne spricht Wundt von einer „anodischen Hemmungswelle", d. h. einer durch verminderte Anspruchsfähigkeit charakterisirten Zustandsänderung der Nervensubstanz, welche sich von der Anode her mit einer je nach der Stärke des polarisirenden Stromes zwischen 80 und 1700 mm p. Sec. wechselnden Geschwindigkeit fortpflanzt und einer kathodischen Erregungswelle (d. h. katelektrotonischen Erregbarkeitssteigerung), deren Fortpflanzungsgeschwindigkeit, wie es scheint, jener der wirksamen Erregung selbst entspricht. Hinsichtlich der angewandten Methode sei nur erwähnt, dass es sich im Wesentlichen darum handelte, zu verschiedenen Zeiten nach Schliessung eines aufsteigenden oder absteigenden, polarisirenden Kettenstromes verschiedene Stellen der myopolaren Nervenstrecke durch einzelne Inductionsschläge zu reizen und die ausgelösten Zuckungen graphisch zu verzeichnen; die dabei hervortretenden Unterschiede in Bezug auf den zeitlichen Verlauf, die Grösse (Höhe) und Dauer der Zuckungen vor und nach Schliessung des polarisirenden Stromes gestatten dann eventuell Schlussfolgerungen bezüglich des zur gegebenen Zeit an der betreffenden Nervenstelle herrschenden Erregbarkeitszustandes. Die Beobachtungen von Wundt, auf deren weitere Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden kann, haben, wie es scheint, in der Folge nur wenig Beachtung gefunden, sie befinden sich zudem in directem Widerspruch mit dem oben erwähnten Pflüger'schen Versuch, sowie mit gewissen Versuchsresultaten von Grünhagen (34), denen zufolge der Beginn der elektrotonischen Erregbarkeitsveränderungen an jeder Stelle des Nerven mit dem Momente der Schliessung des polari-

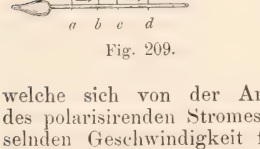


Fig. 209.

sirenden Stromes zeitlich zusammenfällt. Wird (Fig. 209) in den Kreis der den polarisirenden Strom liefernden Kette (K) zugleich auch ein Rheochord ($r\,r^1$) und die primäre Spirale eines Inductionsapparates aufgenommen, so kann man dem Nerven eines Nerv-Muskel-Präparates leicht einen Zweig des primären Stromes in aufsteigender Richtung zuleiten ($c\,d$), der an sich nicht ausreicht zu wirksamer Erregung des Muskels, wohl aber zur Entwicklung einer nachweisbaren anelektrotonischen Erregbarkeitsherabsetzung innerhalb der myopolaren Nervenstrecke. Es zeigte sich nun, dass bei empfindlichen Präparaten die Höhe der durch den aufsteigenden Schliessungsinductionsschlag bei ($a\,b$) ausgelösten Zuckung regelmässig niedriger ausfiel, wenn die Strecke ($c\,d$) gleichzeitig durch einen Zweig des primären Stromes polarisirt wurde. Gegen den daraus von Grünhagen abgeleiteten Schluss, dass die anelektrotonische Erregbarkeitsherabsetzung in ($a\,b$) schon zur Zeit der Schliessungsinduction vorhanden, also thatsächlich gleichzeitig mit dem polarisirenden Strom entsteht, hat jedoch Tschirjew (35) den Einwand erhoben, dass bei vereinigter Wirkung beider Ströme der inducirte Reizstrom nothwendig schwächer ausfallen muss, als in dem andern Falle, weil jetzt ein Theil des ihn inducirenden Stromes mittels des Rheochords in den Nerven abgeleitet wird. Dieser Einwand ist aber, wie Hermann (35) später bemerkte, in Anbetracht der Widerstandsverhältnisse thatsächlich ohne Belang, da es für den Strom in der primären Spirale mit ihrem geringen Widerstand (von 1—2 Siemens'schen Einheiten) kaum etwas ausmachen kann, „ob noch ein Nebenzweig, der den Nerven mit seinen 40000—70000 Einheiten enthält, geschlossen oder geöffnet wird", was übrigens auch thatsächlich durch Versuche von Baranowsky und Garrè nachgewiesen worden ist (35, p. 449).

Tschirjew gelangte bei seinen Versuchen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der galvanischen sowohl wie der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus markhaltiger Nerven zu fundamental verschiedenen Ergebnissen wie seine Vorgänger, die wenig später durch eine noch zu erwähnende Untersuchung von Bernstein im Wesentlichen bestätigt wurden.

Hiernach würden sich die elektrotonischen Veränderungen im Nerven mit einer Geschwindigkeit fortpflanzen, welche der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung sehr nahe kommt, aber doch im Allgemeinen kleiner ist, als diese letztere.

Um die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der anelektrotonischen Erregbarkeitsabnahme im Nerven zu finden, bediente sich Tschirjew einer im Princip analogen Methode wie vordem Wundt. „Für eine bestimmte Stelle des Nerven eines Froschgastrocnemius-Präparates wurde die minimale Reizstärke aufgesucht, welche Zuckung auslöste. Dann wurde in der dem centralen Ende näher liegenden Partie des Nerven in einem bestimmten Abstand von der geprüften Stelle ein starker aufsteigender Strom geschlossen. Die Schliessung dieses Stromes gab natürlich in diesem Falle keine Zuckung. Eine gewisse, sehr kurze Zeit nachher wurde die Erregbarkeit des Nerven an der früheren Stelle wieder geprüft. Erzeugte die früher gefundene minimale Reizstärke noch merkliche Zuckung, so wurde der Moment dieser Reizung in der Zeit von dem Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes entfernt und der Versuch wiederholt. Damit wurde so lange

fortgefahren, bis die minimale Reizung ohne Erfolg blieb." „Der dann sich ergebende Zeitunterschied zwischen den beiden Momenten musste die Zeit geben, welche für die Fortpflanzung der Erregbarkeitsabnahme von der intrapolaren Strecke bis zur gereizten Stelle nöthig war. War dieser Abstand bekannt, so konnte daraus die gesuchte Fortpflanzungsgeschwindigkeit bestimmt werden."

Um den Eintritt der galvanischen Veränderungen des Elektrotonus an einer ausserhalb der polarisirten Nervenstrecke gelegenen Stelle des Nerven festzustellen, wurde zunächst von zwei symmetrisch zum elektromotorischen Aequator gelegenen Punkten dauernd abgeleitet und etwa vorhandene Spannungsdifferenzen compensirt. Dieser Kreis, in welchem eine empfindliche Bussole eingeschaltet war, konnte nun vermittels eines Federmyographions zu verschiedenen Zeiten nach ganz kurz dauernder Schliessung eines Kettenstromes, der eine in bestimmter Entfernung von der abgeleiteten befindliche Nervenstrecke auf- oder absteigend durchfliesst, geöffnet werden, wobei das Zeitintervall zwischen dem Moment der Schliessung des polarisirenden Stromes im Nerven und dem Momente der Oeffnung des Bussolkreises beliebig variirt werden konnte. Es ist klar, dass durch Bestimmung der Zeit, welche zwischen diesem letzteren Momente und dem Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes verfliessen musste, damit die erste Spur der elektrotonischen Stromschwankung an der Bussole sichtbar wurde, auch zugleich die Zeit bestimmt ist, welche dieselbe in jedem beobachteten Falle für ihre Fortpflanzung von der polarisirten bis zur abgeleiteten Nervenstrecke braucht.

Beide Versuchsreihen von Tschirjew erfuhren in der Folge eine sehr eingehende und scharfe Kritik von Seiten Hermann's (36), welcher vor Allem in Bezug auf die galvanischen Messungen Tschirjew's nachdrücklich hervorhebt, dass, wie noch zu zeigen sein wird, der Elektrotonus an einer bestimmten Nervenstelle nicht gleich im ersten Momente seiner Entstehung die volle Intensität hat, sondern allmählich anwächst. „Wenn aber der Elektrotonus in der ersten Zeit nach seinem Entstehen nur um ein Viertel seines Betrages schwächer ist als später, so sind, wie Hermann zeigt, die Resultate Tschirjew's mit einem momentanen Entstehen ebenso gut vereinbar." Dasselbe gilt natürlich auch von den Versuchen, bei welchen die Zeit bestimmt werden sollte, welche nach Schliessung des polarisirenden Stromes vergehen muss, um an einer entfernten Nervenstelle einen Anelektrotonus hervorzurufen, der hinreichend stark ist, um hier die durch einen Prüfungsreiz ausgelöste Zuckung zu unterdrücken. „Diese Zeit ist durchaus nicht nothwendig identisch mit derjenigen, welche vergehen muss, damit der Anelektrotonus an jener Nervenstelle überhaupt beginne," sondern höchst wahrscheinlich kleiner. Dazu kommt noch, dass, wie ebenfalls Hermann hervorhebt, die elektrotonischen Veränderungen ganz abweichend von der Erregung, mit zunehmender Entfernung von der polarisirten Nervenstrecke sehr rasch an Intensität abnehmen und schliesslich unmerklich werden. Es wird daher, wenn der Elektrotonus unmittelbar bei der Schliessung des polarisirenden Stromes noch nicht voll entwickelt ist, „die Strecke, in welcher er in diesem ersten Augenblicke nachweisbar ist, noch kleiner sein müssen, als die Strecke der definitiven Nachweisbarkeit."

Später hat Tschirjew dieselben Versuche mit gleichem Erfolge auch unter Anwendung des für rasche Stromschwankungen besonders empfindlichen Capillar-Elektrometers und des Bernstein'schen Rheotoms wiederholt, für welche natürlich dieselben Einwände gelten. Erinnert man sich der Theorie dieses letzteren, ingeniösen Instrumentes, so ist ohne Weiteres ersichtlich, dass es mit Hülfe desselben in einer sehr bequemen Weise gelingt, einen polarisirenden Strom in einem bestimmten Zeitmomente dem Nerven zuzuführen und ihn kurz darauf zu unterbrechen, zugleich aber in verschiedenen Zeitmomenten nach jener Schliessung die elektrotonischen Ströme einer davon entfernten Nervenstrecke abzuleiten. Die von Bernstein selbst bei seiner schon kurz erwähnten Untersuchung benützte Versuchsanordnung wird durch das beistehende Schema versinnlicht (Fig. 210). Man sieht, dass während der Rotation des Rheotoms der polarisirende Strom periodisch

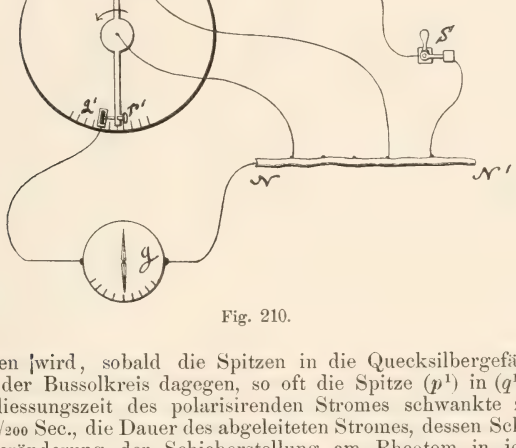


Fig. 210.

geschlossen wird, sobald die Spitzen in die Quecksilbergefässe ($q\,q$) tauchen, der Bussolkreis dagegen, so oft die Spitze (p^1) in (q^1) taucht. Die Schliessungszeit des polarisirenden Stromes schwankte zwischen $^1/_{80}$ und $^1/_{200}$ Sec., die Dauer des abgeleiteten Stromes, dessen Schliessung durch Veränderung der Schieberstellung am Rheotom in jedem beliebigen Zeitmoment zwischen der Schliessung und Oeffnung beziehungsweise nach Oeffnung des polarisirenden Stromes erfolgen konnte, betrug meist jedesmal $^1/_{1000}$ Sec. Wie man leicht sieht, lassen sich unter diesen Umständen die elektrotonischen Zuwachsströme überhaupt nicht rein beobachten, sei es nun, dass die Bussolelektroden den Nerven in stromloser Anordnung berühren, oder von Längsschnitt und Querschnitt ableiten; stets interferiren dieselben entweder mit dem phasischen Actionsstrom oder mit der negativen Schwankung. Die Abnahme des Nervenstromes, welche man im letzteren Falle auch ohne Rheotom bei tetanisirender Reizung mit absteigenden Strömen beobachtet, muss sich bei hinreichender Nähe der abgeleiteten und der Reizstrecke stets aus der negativen Schwankung und dem katelektrotonischen Zuwachsstrom zusammensetzen. Die Anwendung des Rheotoms gestattet nun aber diesen Gesammteffekt so zu sagen in seine einzelnen

Componenten zu zerlegen und das zeitliche Verhältniss zwischen dem Eintreffen der Erregungswelle (Reizwelle) und des elektrotonischen Stromes bei jeder Einzelreizung festzustellen. Würde der letztere bereits im Augenblicke der Schliessung des polarisirenden Stromes in seiner vollen Höhe vorhanden sein, so müsste offenbar von diesem Momente ab die Ablenkung am Galvanometer beginnen und in dem Maasse stetig wachsen, als der Schieber des Rheotoms vom Nullpunkt (d. h. der Stellung, bei welcher die Oeffnung des Bussolkreises gleichzeitig mit der Schliessung des Kettenstromes erfolgt) aus bis zu derjenigen Stellung vorgeschoben wird, wo die Schliessung des polarisirenden Stromes mit der des Nervenkreises zusammenfällt. Dies war aber bei Bernstein's Versuchen niemals der Fall; vielmehr zeigte sich stets, dass nach Schluss des polarisirenden Stromes eine gewisse, gut messbare Zeit vergeht, ehe überhaupt Ausschläge am Galvanometer erfolgen. Bedeutet SO (Fig. 211) die Abscisse der Zeit, S den Moment der Schliessung, O den der Oeffnung des Kettenstromes, Sy die Höhe des „ruhenden Nervenstromes", so lässt sich der ganze Vorgang der jeden Einzelreiz begleitenden katelektrotonischen Veränderung der abgeleiteten Nervenstrecke durch die Curven ngs kte darstellen. Man sieht offenbar als galvanischen Ausdruck der sonst die Schliessungszuckung bedingenden Erregung zunächst eine rasch verlaufende negative Schwankung eintreten, welche im gegebenen Falle den Nervenstrom vorübergehend umkehrt (absolut negativ ist). Merklich später bei k beginnt erst die durch den langsam ansteigenden katelektrotonischen Strom bedingte neuerliche negative Schwankung, welche den Moment der Oeffnung des polarisirenden Stromes etwas überdauert, um dann rasch abzufallen. Häufig fällt übrigens das Ende der kathodischen Schliessungswelle, wie Bernstein die durch die Schliessungserregung bedingte anfängliche negative Schwankung bezeichnet, in den Anfang der katelektrotonischen Schwankung hinein, so dass es von diesem nicht zu trennen ist.

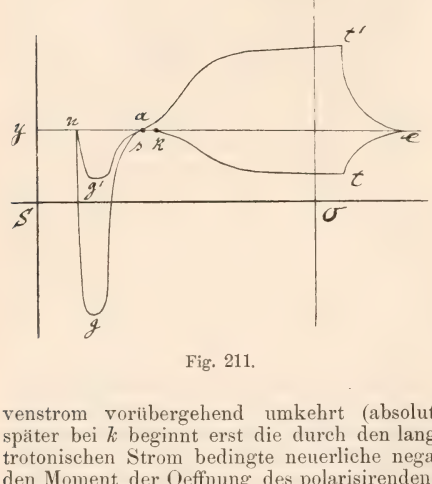


Fig. 211.

Auch aus diesen Versuchen, ebenso wie aus den früher erwähnten von Tschirjew, scheint sich daher zu ergeben, dass das Entstehen des katelektrotonischen Stromes an der abgeleiteten Stelle zeitlich nicht mit dem Moment der Schliessung des polarisirenden Stromes zusammenfällt, und dass die zu Grunde liegende Veränderung des Nerven sich langsamer ausbreitet als die Erregungswelle, welche ihm gleichsam vorauseilt. Diese Sonderung beider Curvengipfel

tritt allerdings nur dann deutlich hervor, wenn die abgeleitete Nervenstrecke sich in genügender Entfernung von der polarisirten befindet, da voraussichtlich beide Processe an der Kathode selbst gleichzeitig, d. h. im Augenblick der Schliessung, beginnen und sich nach Bernstein's Auffassung erst bei weiterer Fortpflanzung von einander sondern. In Folge dessen lässt sich auch der absolute Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der katelektrotonischen Veränderung aus solchen Versuchen kaum mit Genauigkeit feststellen, doch schätzt sie Bernstein im Mittel auf etwa 9—10 m pro Secunde. Im Wesentlichen gleichartig gestaltet sich bei demselben Versuchsverfahren die Entwicklung und Ausbreitung des galvanischen Anelektrotonus, wenn die durch das Rheotom vermittelte Reizung mit Rücksicht auf das abgeleitete Querschnittsende des Nerven durch aufsteigende Ströme bewirkt wird. Stets zeigte sich auch hier (selbst bei starken Strömen) eine allerdings viel kleinere negative Initialschwankung (Reizwelle), als bei absteigender Reizung, welcher die mit der Zeit immer mehr zunehmende, positive, anelektrotonische Ablenkung sich anschliesst (Fig. 211, *n g' a' e*). Es handelt sich also auch hier wieder um die Fortpflanzung einer gewissen Veränderung des Nerven, deren absolute Geschwindigkeit sich am besten bei stromloser Ableitung von zwei Längsschnittspunkten bestimmen lässt, da in diesem Falle die negative Schwankung sich kaum störend einmischt. Nach Bernstein beträgt dieselbe 6—13 m p. Sec. Für beide Phasen des galvanischen Elektrotonus würde es sich hiernach also um Veränderungen handeln, welche sich im Nerv von Querschnitt zu Querschnitt mit einer Geschwindigkeit fortpflanzen, welche unter allen Umständen erheblich hinter jener des Erregungsvorganges zurückbleibt. Es ist ohne Weiteres klar, dass dieser Umstand für die theoretische Auffassung und Deutung der elektrotonischen Veränderungen von der grössten Wichtigkeit ist.

Bei allen diesen Versuchen wurde jedoch, wie es scheint, der zeitliche Verlauf der an- oder katelektrotonischen Veränderung an einem und demselben Punkte des Nerven bei einmaliger Schliessung nicht genügend berücksichtigt. Schon aus älteren Versuchen von Du Bois-Reymond und Pflüger geht hervor, dass bei dauernder Schliessung des polarisirenden Stromes sowohl der Zustand herabgesetzter Erregbarkeit, wie auch die entsprechenden galvanischen Veränderungen im Anelektrotonus an jeder Stelle des Nerven nur ganz allmählich ihr Maximum erreichen, um dann langsam wieder abzunehmen. Pflüger (32 p. 319 f.) sah oft bei schneller Reizung nach erfolgter Schliessungszuckung noch keine Spur einer veränderten Erregbarkeit, die erst nach 30 Sec. oder 1 Min sehr stark herabgesetzt war. „Wie aber der Anelektrotonus an einer Stelle anschwillt, sein Maximum erreicht, so nimmt er nachher auch wieder ab und zieht sich ebbend nach der intrapolaren Strecke zurück, wenn man fortwährend geschlossen lässt.“ „Die Dauer der Flutzeit wird kleiner, wenn derselbe Strom öfter geschlossen wird oder wenn er bereits anfänglich stärker war, so dass auch der Anelektrotonus bei sehr starken Strömen urplötzlich hereinzubrechen scheint.“ Nach Du Bois-Reymond (30 p. 446 und 6 p. 255) lässt sich dieses Verhalten in Bezug auf die, wie es scheint, ganz correspondirenden galvanischen Wirkungen des Anelektrotonus durch eine Curve von

der Form $a_0\, a_1\, a_2$ (Fig. 212) darstellen; S ist der Moment der Schliessung, t_1 der Moment der ersten Bussolablesung. Ganz wesentlich unterscheidet sich davon der zeitliche Verlauf der katelektrotonischen Veränderungen während der Dauer des Stromschlusses. Ausnahmslos erreicht der Katelektrotonus an einer bestimmten Nervenstelle seinen grössten Werth, der übrigens immer hinter jenem des Anelektrotonus unter sonst gleichen Verhältnissen zurücksteht, viel früher als dieser, und scheint wenigstens hinsichtlich der galvanischen Veränderungen vom ersten Beginn der Beobachtung continuirlich abzusinken (Curve $k_0\, k_1\, k_2$). Bezüglich der Erregbarkeit konnte Pflüger (l. c. p. 349) unmittelbar nach Schliessung des polarisirenden Stromes eine kurzdauernde Zunahme feststellen. Es ist klar und wurde oben schon hervorgehoben, dass das verhältnissmässig langsame Anwachsen der elektrotonischen Veränderungen an einer bestimmten Nervenstelle, sowie die rasche Intensitätsabnahme in irgend grösserer Entfernung von der polarisirten Strecke, allen auf die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit gerichteten Versuchen von vorneherein grosse Schwierigkeiten bereitet; und speciell die galvanometrischen Zeitmessungen scheitern, wie schon Hermann hervorhebt (35 p. 453), auf diesem Gebiete an der Unkenntniss des zeitlichen Verlaufes des Elektrotonus in seinen allerersten Stadien. Es können daher auch die oben erwähnten Versuche von Bernstein nicht wohl als eine endgültige Entscheidung der schwebenden Frage betreffs der Fortpflanzung des elektrotonischen Zustandes angesehen werden, umsomehr als ihnen Versuche gegenüberstehen, deren Beweiskraft bisher nicht widerlegt worden ist. Valerius von Baranowsky und Carl Garrè haben unter der Leitung Hermann's Versuche über die Ausbreitungsgeschwindigkeit der anelektrotonischen Erregbarkeitsveränderung theils nach dem schon früher besprochenen Grünhagen'schen Princip, theils nach einer von Hermann angegebenen Methode aufgestellt. Dem centralen Ende eines mit dem Muskel in Verbindung stehenden Nerven wird ein starker aufsteigender Strom zugeleitet, während (mittels einer Helmholtz'schen Wippe) absolut gleichzeitig ein anderer schwächerer Kettenstrom ebenfalls in aufsteigender Richtung als Prüfungsreiz geschlossen werden kann; hat man sich dann überzeugt, dass der polarisirende Strom für sich nur Oeffnungs- und keine Schliessungszuckung giebt, während der schwächere Reizstrom bei der Schliessung sicher erregend wirkt, und vergleicht man die Grösse dieser Schliessungszuckung ohne und mit gleichzeitiger Schliessung des polarisirenden Stromes, so zeigte sich, dass letzterenfalls selbst bei grossen Abständen beider Nervenstrecken der Prüfungsreiz unwirksam bleibt oder doch eine schwächere Schliessungszuckung auslöst als vorher. Mit Berücksichtigung des Umstandes, dass bei diesen Versuchen das Intervall zwischen der Schliessung beider Ströme etwas kleiner als 0,0001 Sec. war, ergab sich für die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Anelektrotonus ein Werth, der bei dem Abstand beider Nervenstrecken von 16,5 mm jedenfalls grösser ist als $10{,}000 \times 16{,}5$,

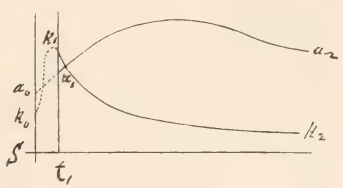


Fig. 212.

d. h. grösser als 165 m. Bei weiteren Versuchen, welche mittels des Hermann'schen Fallrheotoms nach dem von Tschirjew benützten Princip angestellt wurden, zeigte sich mit vollster Bestimmtheit, dass die anelektrotonische Erregbarkeitsherabsetzung an einer 10 mm entfernten Nervenstrecke bereits im Momente der Schliessung des polarisirenden Stromes vorhanden ist; man darf annehmen, dass dasselbe auch hinsichtlich der katelektrotonischen Steigerung der Erregbarkeit, sowie für den galvanischen Ausdruck des Elektrotonus gelten wird. Diesen Versuchen zu Folge würde es sich hier also nicht um Veränderungen handeln, welche sich wie die Erregung von Querschnitt zu Querschnitt wellenartig fortpflanzen, sondern um solche, die an allen Stellen gleichzeitig, d. h. im Moment der Schliessung des polarisirenden Stromes, beginnen. Zur Zeit ist dieser diametrale Gegensatz der Anschauungen nicht ausgeglichen, doch wird man zugeben müssen, dass die zuletzt erwähnten Versuche Hermann's und seiner Schüler keinen begründeten Einwand zulassen, während die Resultate der Bernstein'schen Rheotomversuche aus schon bemerkten Gründen nicht ganz eindeutig sein dürften.

Für die Erkenntniss der wahren Natur und des eigentlichen Wesens der elektrotonischen Veränderungen markhaltiger Nerven sind eine Reihe Thatsachen von grosser Bedeutung geworden, welche einerseits an gewissen unbelebten (todten) Leitern von besonderer Beschaffenheit, andererseits aber an marklosen Nerven beobachtet worden sind. In letzterer Beziehung wurde schon oben darauf hingewiesen, dass das Hervortreten des wirklich typischen, extrapolaren Elektrotonus an gewisse Struktureigenthümlichkeiten der markhaltigen Nervenfasern, insbesondere an das Vorhandensein und die Integrität der Markscheide geknüpft sei. Es bleibt nun übrig, noch näher auf die hierher gehörigen Thatsachen einzugehen. Unter den wenigen, hier zur Verfügung stehenden Versuchsobjekten empfiehlt sich neben dem zuerst von Kühne benützten N. olfactorius des Hechtes und den leider zu empfindlichen Scheerennerven des Krebses (Hummers) ganz besonders die bei grossen Exemplaren unserer Anodonta-Arten sehr langen, unverzweigten, marklosen Nervenstränge, welche zwischen den beiden vorderen und dem hinteren Ganglion ausgespannt sind und sich vor Allem durch eine grosse Widerstandsfähigkeit auszeichnen (Biedermann). In Betreff der elektromotorischen Eigenschaften dieser dünnen Nervenfäden, die zusammengenommen noch bei Weitem nicht die Dicke eines Froschischiadicus erreichen, wurde schon früher bemerkt, dass ähnlich wie beim Hechtolfactorius der Demarcationsstrom ungewöhnlich stark erscheint. Leitet man diesen letzteren mittels unpolarisirbarer Elektroden zu einer empfindlichen Bussole und führt am andern Ende des horizontal ausgespannten Nervenpaares einen Kettenstrom zu (1—2 Dan.), so beobachtet man, wie früher bereits beschrieben wurde, nach Compensation des Demarcationsstromes bei jeder Schliessung des Reizkreises eine mehr oder minder beträchtliche Ablenkung des Magneten im Sinne einer Abnahme (negativen Schwankung) des Nervenstromes, deren Grösse sehr wesentlich mit von der Richtung des polarisirenden Stromes abhängt. Sie ist ausnahmslos stärker, wenn der letztere nach dem abgeleiteten Ende hinfliesst (3). Im Folgenden soll diese Richtung als absteigende, die entgegengesetzte als aufsteigende bezeichnet werden. Der Umstand, dass die Ablenkung in beiden

Fällen gleichsinnig, aber von verschiedener Grösse ist, sowie die Unabhängigkeit dieser Wirkungen von dem Abstand der abgeleiteten und der polarisirten Nervenstrecke lassen keinen Zweifel daran aufkommen, dass man es hier nicht oder doch nicht allein mit elektrotonischen Erscheinungen, sondern mit einer Folgewirkung der Erregung des Nerven durch den Strom zu thun hat. Der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung gestaltet sich bei absteigender und aufsteigender Richtung des Reizstromes wesentlich verschieden. Ersterenfalls klingt dieselbe während der Schliessungsdauer nur langsam ab, andernfalls viel rascher. Befindet sich die polarisirte Nervenstrecke in möglichst grosser Entfernung von der abgeleiteten, so bildet die negative Schliessungsschwankung in der Regel den einzigen Reizerfolg bei beiden Stromesrichtungen; ist dagegen die Zwischenstrecke nicht zu gross, so schliesst sich der negativen Anfangsschwankung bei aufsteigender Stromesrichtung regelmässig eine positive an, deren Entwicklung und weiterer Verlauf wesentlich von dem Verhältniss ihrer Grösse zu der der vorausgehenden negativen Sehwankung abhängt; je grösser diese ist, desto später tritt jene nach der Schliessung ein und desto langsamer wächst sie während der Schliessungsdauer an. Oft kann man eine zunehmende Beschleunigung der Ablenkung, ein förmliches Anschwellen der positiven Wirkung bis zu ihrem grössten Werthe wahrnehmen, worauf der Magnet in seiner neuen Gleichgewichtslage verharrt, so lange der Strom geschlossen bleibt. Das Maximum der positiven Schwankung liegt stets bei einer höheren Stromesintensität als das der negativen Anfangswirkung. Für die Auffassung der letzteren als einer Folgewirkung der Schliessungserregung ist es sehr bezeichnend, dass dieselbe um so schwächer wird, je mehr die Intensität des Reizstromes wächst und schliesslich gänzlich ausbleibt (entsprechend der dritten Stufe des Zuckungsgesetzes). Die Schliessung bleibt dann entweder ohne erkennbare Wirkung, wenn der Abstand der Reizstrecke vom abgeleiteten Nervenende zu gross ist, um eine wirkliche positive Schwankung hervortreten zu lassen, oder es erfolgt anderenfalls eben nur diese letztere, wobei die negative Anfangswirkung oft noch durch ein deutliches Zögern vor Beginn der positiven Ablenkung angedeutet sein kann. In sehr charakteristischer Weise tritt die Verschiedenheit der Wirkung des aufsteigend und absteigend gerichteten Stromes auch bei der Oeffnung hervor. Nur selten kommt es bei absteigender Oeffnung zu einer deutlichen Verstärkung der während der Dauer bestehenden negativen Ablenkung (in Folge der von der Anode ausgehenden Oeffnungserregung), meist fehlt jede deutliche Wirkung oder es tritt nur ein leises Zögern im Rückgang des Magneten ein. Viel häufiger und regelmässiger kommt die negative „Oeffnungsschwankung“ bei aufsteigender Stromesrichtung zur Beobachtung.

Vergleicht man die eben mitgetheilten Thatsachen mit den oben erwähnten Resultaten der von Bernstein am markhaltigen Froschnerven mittels des Rheotoms angestellten Versuche, so lässt sich eine gewisse Analogie kaum verkennen.

Sieht man zunächst ab von den auf „Elektrotonus“ zu beziehenden Erscheinungen, so zeigt sich in beiden Fällen eine stärkere negative Ablenkung unmittelbar nach Schliessung des absteigend gerichteten polarisirenden Reizstromes, die ihrem ganzen Verhalten nach unzweifelhaft als galvanischer Ausdruck der Schliessungserregung anzusehen

ist. Dass es sich beim Froschpräparat um eine rasch verlaufende Schwankung, beim marklosen Muschelnerven um eine dauernde Ablenkung handelt, kann nicht Wunder nehmen, wenn man sich der schon früher hervorgehobenen Thatsache erinnert, dass auch indirecte Erregung des Krebsmuskels durch den Kettenstrom in der Regel in der Form des Schliessungstetanus auftritt. Schliessung eines nicht allzu starken aufsteigenden Stromes bewirkt ferner in beiden Fällen eine schwächere, ebenfalls negative Schwankung, die wie die erstere auf die Schliessungserregung zu beziehen ist und nur bei starkem Strom (der dritten Stufe des Zuckungsgesetzes entsprechend) ausbleibt. In einem gewissen nicht allzu grossen Abstande von der polarisirten Strecke sieht man in diesem Falle beim Muschelnerven im unmittelbaren Anschluss an die negative Anfangswirkung eine während der Schliessungsdauer langsam anschwellende positive Ablenkung sich entwickeln, ganz wie dies nach Bernstein unter gleichen Umständen auch für den Froschnerven gilt. Die mitgetheilte graphische Darstellung dieses Verhaltens (Fig. 211) kann geradezu mit geringen Modificationen auch als Ausdruck der Folgewirkungen aufsteigender Durchströmung des Muschelnerven angesehen werden, wenn die Ableitung von Querschnitt und Längsschnitt erfolgt und der polarisirende Strom in nicht zu grosser Entfernung davon fliesst. In Folge des zeitlichen Unterschiedes im Ablauf der Erregungserscheinungen lassen sich jedoch im einen Falle Erscheinungen, zu deren Analyse andernfalls die Anwendung der Repetitionsmethode erforderlich ist, während einer einmaligen Schliessung des polarisirenden Stromes in ihrem ganzen Verlaufe so zu sagen unmittelbar erkennen. Es scheint hiernach, dass auch beim marklosen Nerv von der Anode eines polarisirenden Stromes aus eine mit der Entwicklung positiver Spannung verknüpfte Veränderung sich mit abnehmender Intensität extrapolar über eine gewisse Strecke verbreitet, deren Ausdehnung mit der Stärke des polarisirenden Stromes zunimmt. Man wird kaum Anstand nehmen, diese zunächst nur galvanisch nachgewiesene Veränderung dem „Anelektrotonus" markhaltiger Nerven gleichzustellen, wenn man die Uebereinstimmung berücksichtigt, welche hinsichtlich aller wesentlichen Punkte in beiden Fällen besteht. Um so bemerkenswerther ist daher die Thatsache, dass eine dem (galvanischen) Katelektrotonus markhaltiger Nerven vergleichbare Veränderung bei dem marklosen Muschelnerven nicht nachweisbar ist. Dies ergiebt sich am Klarsten aus Versuchen, wobei die Bussolelektroden in stromloser Anordnung im Verlaufe des Nerven liegen. Bei absteigender Richtung eines polarisirenden Stromes bleibt dann in der Regel jegliche Wirkung aus; der Magnet bleibt bei und während der Schliessung des Reizkreises vollkommen ruhig, und dies ist selbst dann der Fall, wenn die Entfernung der Bussolstrecke von der Reizstrecke nur wenige Millimeter beträgt. Dies beweist zugleich, dass von einer Ausbreitung des polarisirenden Stromes über die unmittelbar durchflossene Strecke hinaus durch Bildung von Stromschleifen irgend welcher Art bei dem in Rede stehenden Präparat von vorneherein nicht die Rede sein kann. Von diesem Gesichtspunkt aus sind nun die unter gleichen Umständen zu beobachtenden Folgeerscheinungen bei und während der Schliessung eines aufsteigend gerichteten Stromes nur um so mehr geeignet, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. Rückt man die Bussolelektroden

bei unverändertem gegenseitigen Abstand der Anode des polarisirenden Stromes immer näher, so beobachtet man stets zunehmende Ablenkungen im Sinne eines rasch wachsenden Anelektrotonus, der noch in verhältnissmässig beträchtlicher Entfernung von der Anode sehr bedeutende Werthe erreichen kann.

Die Stärke der in Rede stehenden positiven Wirkungen des aufsteigenden Stromes hängt nicht allein von der Intensität desselben, sondern sehr wesentlich auch von dem Erregbarkeitszustande des benützten Präparates ab. Immer sind die betreffenden Erscheinungen um so deutlicher und stärker, je lebensfrischer der Nerv ist.

Bei einer gegebenen Lage der Bussolelektroden lässt sich durch Verstärkung des aufsteigenden Stromes die Grösse der positiven Ablenkungen nur innerhalb verhältnissmässig enger Grenzen verändern, und besteht auch nicht annähernd eine Proportionalität zwischen beiden. Ich fand die Wirkungen in der Regel schon bei Anwendung des vollen Stromes von zwei Daniell'schen Elementen nahezu maximal und erreichte nur eine unwesentliche Zunahme der Ablenkung durch weitere Steigerung der Stromstärke. Dies gilt ebensowohl für die in der Nähe der Reizstrecke zu beobachtenden starken Wirkungen, wie auch für die schwächeren und schwächsten in grösserer Entfernung. Weil die Entwicklung der den gleich gerichteten Zuwachsströmen unterhalb des aufsteigenden Reizstromes zu Grunde liegenden Veränderungen des Nerven eine unverhältnissmässig längere Zeit für sich in Anspruch nehmen, als die Entstehung und Fortpflanzung der Erregung, so erscheint auch die Schliessungsdauer des Kettenstromes für die betreffenden positiven Wirkungen von wesentlicher Bedeutung. Immer sieht man entweder unmittelbar nach Schliessung des aufsteigenden Stromes oder nach Ablauf der negativen Schwankung das Scalenbild den Nullpunkt in positiver Richtung überschreiten und Anfangs langsam, dann rascher dem Grenzwerth der Ablenkung zustreben, den es in der Regel erst nach einer Schliessungsdauer von 5—6 Secunden erreicht. Je mehr man sich mit den Bussolelektroden der Reizstrecke nähert, je grösser demnach die positiven Wirkungen werden, desto deutlicher tritt auch dieses allmähliche Anschwellen des dem Reizstrom gleich gerichteten Zuwachsstromes hervor, dessen Stärke während der ferneren Schliessungsdauer nahezu constant bleibt. Ist die Schwankung, wie in der Regel bei Ableitung vom Querschnittsende des Nerven, eine doppelsinnige, erst negative, dann positive, so überwiegt bei beträchtlicher Länge der Zwischenstrecke und Anwendung eines mittelstarken aufsteigenden Stromes fast immer die erstere, und es bedarf dann bei dem langsamen Abklingen derselben einer wesentlich längeren Schliessungszeit, um die allmählich hervortretende schwache positive Wirkung überhaupt zu erkennen, als im Verlaufe des Nerven bei geringerem Abstand der Bussol- und Reizstrecke, wo die positive Wirkung die negative an Grösse in der Regel weit übertrifft, beziehungsweise allein hervortritt. Um daher mit grösserer Sicherheit festzustellen, bis zu welcher Entfernung von der Anode sich die Wirkung derselben erstreckt, erscheint es zweckmässig, die störenden negativen Ablenkungen gänzlich auszuschliessen, indem man entweder von vorneherein sehr starke Ströme benützt oder den obersten Theil der Reizstrecke abtödtet und so die von der Kathode ausgehende Schliessungserregung unmöglich macht. In jedem solchen Falle beobachtet man dann sowohl bei Querschnittsableitung wie auch

im ganzen Verlauf des Nerven immer nur einsinnig positive Ablenkungen, oder es fehlt bei Ueberschreitung der Grenze, bis zu welcher sich die von der Anode ausgehende Veränderung erstreckt, überhaupt jede merkliche Wirkung auf das Galvanometer bei Schliessung und während der Dauer eines aufsteigenden Stromes. Die rasche Zunahme der Wirkungen bei Annäherung der Bussolelektroden an die Reizstrecke lässt sich so mit besonderer Deutlichkeit nachweisen.

Was nun die Deutung dieser elektromotorischen Wirkungen unterhalb der Anode des aufsteigenden Stromes betrifft, so kann, da eine irgendwie vermittelte Ausbreitung des polarisirenden Stromes zur Seite der Kathode nicht nachweisbar ist, eine solche füglich wohl auch auf Seite der Anode nicht angenommen werden, und müssen dann die unter dem Einfluss des Stromes sich entwickelnden Spannungsdifferenzen im Verlaufe des Nerven durch eine physiologische Zustandsänderung desselben bedingt sein, welche sich unabhängig von einer etwaigen Ausbreitung des Stromes selbst, von der Anode aus fortpflanzt. Dies muss mit einem sehr starken Decrement erfolgen, denn nur unter dieser Voraussetzung ist es erklärlich, dass in grösserer Entfernung von der Anode unter Umständen nur Spuren positiver Wirkungen hervortreten, während im Verlaufe unter sonst gleichen Versuchsbedingungen sehr starke Ablenkungen beobachtet werden. Aber nicht nur in dieser Beziehnung unterscheidet sich die positive, von der Anode ausgehende Veränderung des Nerven von der an der Kathode ausgelösten Erregung, welche sich mit nur geringem Decrement und wahrscheinlich auch viel grösserer Geschwindigkeit fortpflanzt, sondern auch dadurch, dass jene während der Schliessungsdauer des Stromes in fast unverminderter Stärke bestehen bleibt oder sogar noch zunimmt und erst bei der Oeffnung des Reizkreises rasch schwindet.

Aehnlich wie Anodonta-Nerven scheinen sich nach neueren Untersuchungen von v. Uexküll auch jene von Cephalopoden (Eledone moschata) zu verhalten, wenigstens insofern, als auch bei ihnen ein irgend erheblicher (physikalischer) Elektrotonus nicht nachweisbar ist (37).

Es ist mir in der Folge gelungen, auch an markhaltigen Froschnerven unter gewissen Bedingungen Erscheinungen zu beobachten, welche den eben geschilderten an marklosen Nerven vollkommen analog sind (38). Es betrifft dies insbesondere die elektromotorischen Veränderungen der ersteren unter dem Einfluss des constanten Stromes in möglichster Entfernung von der Reizstrecke und bei Anwendung der schwächsten Ströme. Für gewöhnlich beobachtet man unter diesen Umständen bei einmaliger Schliessung eines auf- oder absteigenden Stromes und Ableitung vom Querschnittsende höchstens spurweise Wirkungen im Sinne einer negativen Schwankung des Demarcationsstromes. Handelt es sich aber im gegebenen Falle um ein Präparat von einem Kaltfrosch, dessen Nerven erfahrungsgemäss oft schon bei Reizung mit den schwächsten Strömen tetanisch reagiren, legt man die Bussolelektroden bei geringem gegenseitigen Abstande an das eine, die Reizelektroden, möglichst davon entfernt, an das andere Ende des Nerven und bedient man sich eines recht schwachen absteigenden Kettenstromes zur Reizung, so sind damit die

Bedingungen für das Auftreten elektrotonischer Wirkungen im gewöhnlichen Sinne die ungünstigsten, und eine unter solchen Umständen beobachtete negative Schwankung des Nervenstromes wird mit Wahrscheinlichkeit auf die von der Kathode aus fortgeleitete Dauererregung bezogen werden dürfen. Es kommen aber noch einige andere Umstände hinzu, die für die Beurtheilung von grosser Bedeutung sind.

Zunächst zeigt sich die Grösse der anfänglichen Ablenkung sowohl von der Stärke des Reizstromes wie auch innerhalb gewisser Grenzen von der Länge der Zwischenstrecke unabhängig. Das Maximum der Wirkung tritt in der Regel schon bei sehr schwachen Strömen hervor, und es ist dann durchaus gleichgiltig, ob man einen geringen Bruchtheil des Stromes von einem einzigen Elemente oder den vollen Strom mehrerer Elemente zur Reizung verwendet, ja es wird letzterenfalls die Wirkung oft geringer als bei schwächeren Strömen. Ebensowenig lässt sich bei gleich bleibender Stromesintensität durch Annäherung der Reizelektroden an die Bussolstrecke eine verstärkte Wirkung erzielen, wenn man hierbei eine bestimmte Grenze nicht überschreitet. Wird dagegen die Zwischenstrecke durch allmähliches Abrücken der Bussolelektroden vom Querschnittsende des Nerven bei unveränderter Lage des Reizelektroden verkürzt, so beobachtet man Anfangs regelmässig eine Abnahme der negativen Schliessungsschwankung bei absteigender Stromesrichtung, die unter Umständen bis zum völligen Verschwinden derselben gehen kann. (Vergl. die folgende Tabelle I.)

Nähert man jedoch die Bussolelektroden der Kathode über ein gewisses Maass, so treten neuerdings gleichsinnige (negative) Ablenkungen hervor, welche sich sowohl hinsichtlich ihres Verhaltens während der Schliessungsdauer, als auch in ihrer Stärke ganz wesentlich von den ersterwähnten unterscheiden und in jeder Beziehung diejenigen Eigenschaften erkennen lassen, welche allgemein als Kennzeichen der elektrotonischen Zuwachsströme gelten. So in erster Linie die Abhängigkeit von der Stärke des Reizstromes und die ausserordentlich rasche Zunahme der Wirkungen bei weiterer Annäherung an die Reizstrecke. Während der Schliessungsdauer des Reizkreises bleiben die betreffenden Ablenkungen entweder constant, oder es erfolgt eine geringe, aber nie bis zum Verschwinden der Wirkung gehende Verminderung derselben.

Als Beispiel für das eben geschilderte Verhalten möge die nebenstehende Versuchsreihe dienen. Es wurden dabei beide N. ischiadici eines sehr empfindlichen Kaltfrosches (*R. esculenta*) gleichzeitig am centralen Ende gereizt. Mit *NS* ist die Grösse der durch den Demarcationsstrom bewirkten Ablenkung, mit *RW* der eingeschaltete Rheochordwiderstand, mit *ZS* die Länge der Zwischenstrecke und mit *SR* die Stromesrichtung bezeichnet. Das Zeichen $>$ bedeutet die während der Schliessungsdauer eintretende Abnahme der Ablenkung.

Viel stärkere negative Ablenkungen sowohl bei absteigender wie bei aufsteigender Schliessung habe ich unter sonst gleichen Umständen in mehreren Fällen an Nerven von Kaltfröschen beobachtet, welche vor der Untersuchung 12 bis 24 Stunden nebst den zugehörigen enthäuteten Unterschenkeln bei Zimmertemperatur in 0,6 % Kochsalzlösung aufbewahrt worden waren.

Die durch Verdunstung allmählich zunehmende Concentration der Salzlösung scheint hier die von vorneherein vorhandene Neigung der

I.

NS	1 Daniell	*ZS*	*SR*	Grösse der Ablenkung		Bemerkungen
				Schliessung	Oeffnung	
130 sc	*RW* = 10 cm	40 mm	↓	— 9 > —2	+2	Der Nerv wurde zunächst mit Quer- und Längsschnitt auf die Bussolelektroden gelegt. Die Grösse der Bussol- und Reizstrecke betrug je 10 mm. Die *ZS* wird allmählich durch Annäherung der beiden Bussolelektroden an die Reizstrecke verkürzt.
			↑	— 1 + 6	—3	
55		30	↓	— 6 > —2	+4	
			↑	+10 > +4	—2	
20		22	↓	— 1	+3	
			↑	+16	—3	
20	„	19	↓	0	+2	
			↑	+25	—4	
35		11	↓	—17	+3	
			↑	+40	—7	
100		40	↓	— 6	+2	
			↑	+ 3	—2	

Nerven zu tetanischer Erregung bei Reizung mit dem Kettenstrom noch wesentlich zu steigern, wie sich aus der Beobachtung der anhängenden Muskeln unmittelbar ergiebt, indem dieselben sowohl bei Schliessung des absteigenden, wie auch bei Schliessung des aufsteigenden Stromes in mächtigen, lang anhaltenden Tetanus geriethen. Dem entsprechend sind auch die Wirkungen am Galvanometer unter denselben Verhältnissen wie früher sehr viel stärker, und negative Ablenkungen von 15 bis 20 *sc* bei absteigender, von 4 bis 7 *sc* bei aufsteigender Schliessung sind dann nicht selten zu beobachten, wenn vom (unteren) Querschnittsende eines solchen Nervenpaares abgeleitet wird. Die Abnahme der betreffenden Wirkungen bei Verkürzung der Zwischenstrecke durch Abrücken der Bussolelektroden vom Querschnitt ist dann nur um so auffallender.

Wenn, wie die eben erwähnten Thatsachen beweisen, Ablenkungen, welche hinsichtlich ihrer Richtung den katelektrotonischen entsprechen, in grösserer Entfernung von der Kathode nur in dem Falle merklich werden, wenn zwischen den beiden Ableitungsstellen von vorneherein eine Spannungsdifferenz besteht, so durfte man bei unversehrten, stromlosen Froschnerven in möglichster Entfernung von der Reizstrecke ein Verhalten der an- und katelektrotonischen Wirkungen erwarten, welches den elektrotonischen Erscheinungen innerhalb der g a n z e n extrapolaren Strecke des marklosen Muskelnerven im Wesentlichen entspricht und vor Allem durch das Fehlen zweifelloser katelektrotonischer Wirkungen charakterisirt erscheint.

Präparirt man den Nervus ischiadicus eines Kaltfrosches in Zusammenhang mit dem zugehörigen Unterschenkel und leitet bei gleicher Lage der Reizelektroden wie früher (am centralen Ende) zunächst von zwei dem Muskel möglichst nahe gelegenen Stellen des Nerven ab, so bleibt, wenn keine erhebliche Spannungsdifferenz besteht, die Schliessung eines absteigend gerichteten Stromes selbst dann ohne merklichen Erfolg, wenn dessen Intensität sehr beträchtlich ist. Dies ist auch dann noch der Fall, wenn die Zwischenstrecke durch Hinaufrücken der Bussolelektroden bis in die Nähe der Abzweigung der für die Oberschenkelmuskeln bestimmten Nervenäste verkürzt wird.

Dabei ist allerdings immer vorausgesetzt, dass irgend erhebliche Spannungsdifferenzen innerhalb der unverzweigten Nervenstrecke nicht vorhanden sind. Sinkt der Abstand der Bussol- und Reizstrecke unter ein gewisses Maass herab, so treten natürlich hier, wie immer an markhaltigen Nerven, katelektrotonische Wirkungen hervor, die bei Verkürzung der Zwischenstrecke rasch an Grösse zunehmen und ausserdem wesentlich von der Stromstärke abhängen. Auf das Verhalten der anelektrotonischen Erscheinungen an unversehrten Nerven komme ich unten noch zurück und will hier nur erwähnen, dass dieselben stets schon in grösster Entfernung von der (aufsteigend durchströmten) Reizstrecke nachweisbar sind und bei Verkürzung der Zwischenstrecke stetig wachsen.

Als Beispiele mögen nebenstehende zwei Versuchsreihen II und III dienen, die sich auf höchst erregbare Präparate von *R. esculenta* beziehen. Die Bezeichnungen sind dieselben wie in der früheren Tabelle.

Berücksichtigt man vorerst nur die elektromotorischen Veränderungen zur Seite der Kathode, so scheint es demnach, dass die extrapolare Nervenstrecke bei genügender Länge in zwei Abschnitte zerfällt, innerhalb deren die bei und während der Schliessungsdauer eines Kettenstromes zu beobachtenden elektromotorischen Wirkungen ungeachtet ihrer Gleichsinnigkeit doch wesentlich verschiedenen Ursachen ihre Entstehung verdanken.

In grösster Entfernung von dem wirksamen Pole treten deutlich ausgeprägte Wirkungen im Sinne des Katelektrotonus nur bei vorhandenem Ruhestrom, und zwar besonders an Nerven hervor, welche zu tetanischer Erregung neigen. Entsprechend der Abnahme der Spannungsdifferenz bei Abrücken der Bussolelektroden vom Querschnitt nehmen auch diese Wirkungen ungeachtet der Verkürzung der Zwischenstrecke ab, während in der Nähe der Reizstrecke unter allen Umständen und ganz unabhängig von dem Erregbarkeitszustande des Präparates oder einem etwa vorhandenen Ruhestrom viel stärkere, aber gleichsinnige elektromotorische Veränderungen unter dem Einflusse des Stromes hervortreten, welche bei weiterer Verkürzung der Zwischenstrecke rasch wachsen. Die weitgehende Unabhängigkeit jener erstgenannten schwächeren Wirkungen von der Stärke des Stromes (sie nehmen unter Umständen sogar an Grösse ab, wenn die Stromesintensität wächst), sowie von der Länge der Zwischenstrecke lässt es kaum zweifelhaft erscheinen, dass es sich hier nicht um gewöhnlichen Elektrotonus, sondern um Folgewirkungen der Erregung handelt.

Das Verhalten des marklosen Muschelnerven, bei dem wirklicher Katelektrotonus vollständig zu fehlen

II.

Rana esculenta (Kaltfrosch). Nerv mit anhängendem Schenkel.

NS	Stromstärke	*ZS*	*SR*	Grösse der Ablenkung		Bemerkungen
				Schliessung	Oeffnung	
0	1 Dan.	28 mm	↓ ↑	0 + 6>2	0 −2	Es wurde zunächst möglichst nahe der Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel abgeleitet. Die Grösse der Bussol- und Reizstrecke beträgt je 10 mm. Die *ZS* wird durch Annäherung der beiden Bussolelektroden an die Reizstrecke verkürzt. Bei jeder absteigenden Schliessung heftiger Tetanus des Schenkels.
„	2 Dan.	28	↓ ↑	0 + 4>2	0 −1	
„	3 Dan.	28	↓ ↑	0 + 3>0	0 0	
„	1 Dan.	19	↓ ↑	Spur— +12>3	0 −3	
„	2 Dan.	19	↓ ↑	− 1 +12	0 −2	
„	2 Dan.	15	↓ ↑	− 2 +21	0 −2	

III.

R. temporaria (Kaltfrosch). Ischiadicus mit anhängendem Schenkel.

NS	Stromstärke	*ZS*	*SR*	Grösse der Ablenkung		Bemerkungen
				Schliessung	Oeffnung	
0	2 Dan.	32	↓ ↑	0 + 6>2	0 −1	Versuchsanordnung wie im vorigen Versuche.
4 sc	„	25	↓ ↑	− 1 +11>3	0 −1	
0	„	17	↓ ↑	− 2 +20>8	0 −2	
10 sc	„	11	↓ ↑	−13 +34	0 −4	

scheint, würde daher unter gleichen Verhältnissen nur dem von der Reizstrecke möglichst entfernten Abschnitt markhaltiger Nerven zu vergleichen sein.

Untersucht man die elektromotorischen Veränderungen markhaltiger Nerven unterhalb eines aufsteigend gerichteten Stromes, so ergeben sich im Vergleich zu den entsprechenden Wirkungen auf Seite der Kathode, abgesehen von der entgegengesetzten Richtung der Ablenkungen am Galvanometer, in mehrfacher Hinsicht wesentliche Unterschiede.

Leitet man vom peripheren, mit künstlichem Querschnitt versehenen Ende eines empfindlichen Kaltnerven ab (man nimmt zweckmässig beide zusammengelegten Ischiadici) und setzt das centrale Schnittende der Wirkung eines schwachen, aufsteigenden Stromes aus (1 Dan., RW = 10—20 cm), so sieht man ausnahmslos bei Schliessung des Reizkreises eine positive Schwankung des (compensirten) Ruhestromes erfolgen (vergl. Tabelle I); sie betrugen bei meinen Versuchen durchschnittlich 5—15 Scalentheile und übertrafen in der Mehrzahl der Fälle die unter gleichen Umständen zu erzielenden Wirkungen des absteigenden Stromes. Sie sind, was besonders hervorgehoben werden muss, durchaus unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen eines Demarcationsstromes und treten daher in fast gleicher Stärke auch an gänzlich unversehrten, stromlosen Nerven hervor (Tabelle II und III). Als Unterschied ist nur das Hinzutreten eines meist nur wenig ausgeprägten negativen Vorschlages im ersteren Falle zu erwähnen, der oft nur durch ein etwas verzögertes Eintreten der positiven Ablenkung angedeutet ist. Nur in seltenen Fällen (wenn der aufsteigende Strom einen starken Schliessungstetanus bewirkt) entspricht dem negativen Vorschlag eine Ablenkung von mehr als 1—2 Scalentheilen. Die positive Wirkung erreicht rasch ihren grössten Werth, um dann sofort wieder abzunehmen (bisweilen bis auf Null).

Bei Oeffnung des Reizkreises erfolgt in der Regel eine in ihrer Grösse wesentlich von der Dauer der vorhergehenden Durchströmung abhängige negative Ablenkung, die langsam abklingt.

Nähert man die Bussolelektroden bei unverändertem gegenseitigen Abstand der Reizstrecke und verkürzt auf diese Weise die Zwischenstrecke, so nehmen unabhängig von einer etwa vorhandenen Spannungsdifferenz die durch Schliessung des aufsteigenden Stromes zu erzielenden positiven Ablenkungen stetig sehr rasch an Grösse zu und übertreffen die bei gleicher Lage der ableitenden Elektroden durch Schliessung des absteigenden Stromes bewirkte negative Schwankung bald um ein Vielfaches.

Der bei Querschnittsableitung meist vorhandene oder doch angedeutete negative Vorschlag fehlt fast immer im Verlaufe des Nerven, so dass hier nur einsinnig positive Ablenkungen erfolgen, deren Grösse während der Schliessungsdauer um so weniger abnimmt, je geringer der Abstand zwischen Bussol- und Reizstrecke ist. In der Nähe der Anode beobachtet man sogar in der Regel ein Anwachsen derselben, während der Strom geschlossen bleibt. Meist erfolgt nach der Oeffnung des Reizkreises auch im Verlaufe des Nerven ein gegensinniger negativer Ausschlag von mehr oder minder beträchtlicher Grösse. Dies muss wenigstens als Regel gelten in der Nähe der Reizstrecke. In grösserer Entfernung von derselben scheint dagegen das Auftreten oder Fehlen

einer negativen Oeffnungswirkung in ähnlicher Weise wie die negative Schliessungswirkung zur Seite der Kathode wesentlich von dem Vorhandensein einer Spannungsdifferenz zwischen den beiden Ableitungspunkten mitbedingt zu sein. Die mitgetheilten Versuchstabellen enthalten die Belege für Alles, was soeben bezüglich der galvanischen Veränderungen der extrapolaren Nervenstrecke zur Seite der Anode bemerkt wurde.

Was nun die Deutung der betreffenden Thatsachen betrifft, so dürfte dieselbe, soweit es sich um die negativen Wirkungen unmittelbar bei der Schliessung und nach Oeffnung des aufsteigenden Stromes handelt, kaum zweifelhaft sein. Die Uebereinstimmung mit den entsprechenden Erscheinungen am marklosen Muschelnerven ist hier eine so auffallende, dass die gleiche Auffassung derselben als Folgen der Schliessungs-, beziehungsweise Oeffnungserregung unmittelbar nahegelegt wird. Das häufige Fehlen des negativen Vorschlages bei aufsteigender Reizung des markhaltigen Nerven und die geringe Grösse desselben im Falle seines Vorhandenseins kann nicht überraschen, wenn man berücksichtigt, dass die betreffende Wirkung einerseits abhängt von einem bestimmten, nicht immer in gleichem Grade vorhandenen Erregbarkeitszustand des Kaltnerven, und dass anderseits ein kräftig entwickelter Schliessungstetanus bei aufsteigender Stromesrichtung unter den gegebenen Versuchsbedingungen überhaupt zu den Ausnahmen gehört; dazu kommt noch, dass die nachfolgende, viel stärkere positive Wirkung der Entwicklung der gegensinnigen Anfangswirkung alsbald ein Ziel setzt. Es ist daher auch selbstverständlich, dass die letztere bei dem Abrücken der Bussolelektroden von dem Querschnittsende des Nerven, wobei die wesentlichen Bedingungen ihres Hervortretens immer ungünstiger werden, sehr bald verschwindet oder nur angedeutet erscheint. Ich brauche endlich kaum noch hervorzuheben, dass man in jedem Falle durch Anwendung starker aufsteigender Kettenströme den negativen Vorschlag ebenso wie die Fortpflanzung der Schliessungserregung zu verhindern vermag und dass derselbe auch bei stromloser Ableitung im Verlaufe unversehrter Nerven, sowie unter allen Umständen an Präparaten von Warmfröschen fehlt.

Wie schon erwähnt wurde, hat bereits Engelmann gezeigt, dass der Demarcationsstrom des markhaltigen Froschnerven bei Oeffnung eines Kettenstromes eine deutliche negative Schwankung erfährt, wenn die Reizung unter Bedingungen erfolgt, bei welchen eine tetanische Oeffnungserregung zu erwarten steht.

Als solche sind einerseits hinreichende Stärke und Schliessungsdauer des aufsteigenden Reizstromes, dann aber vor Allem die mehrfach erwähnte Disposition des Nerven zu dauernder Erregung zu bezeichnen.

Unter günstigen Umständen steht die negative Oeffnungswirkung bei Ableitung vom Querschnittsende des Nerven der negativen Schliessungswirkung bei absteigender Reizung an Grösse nicht nach.

Hinsichtlich der Natur der positiven, anelektrotonischen Schliessungswirkungen lässt sich auf Grund der mitgetheilten Versuchsergebnisse ein sicherer Schluss nicht ableiten, denn dieselben zeigen längs der ganzen extrapolaren anodischen Nervenstrecke im Wesentlichen ein gleichartiges Verhalten, wie an dem marklosen Muschelnerven, wenn man es nicht etwa als einen Unterschied gelten lassen will, dass sie

sich im ersteren Falle stets noch bei schwächeren Strömen und in viel grösserer Entfernung von der durchflossenen Nervenstrecke nachweisen lassen als hier. Da nun, wie gezeigt wurde, die anelektrotonischen Veränderungen des marklosen Nerven kaum anders als durch eine von der Anode aus fortgepflanzte physiologische Zustandsänderung desselben erklärt werden können, so wird es allerdings in hohem Grade wahrscheinlich gemacht, dass ein derartiger Vorgang auch bei Durchströmung markhaltiger Nerven zur Seite der Anode Platz greift; andererseits aber legt im letzteren Falle das Vorkommen eines mit den zweifellos durch Leitung fortgepflanzten Veränderungen gleichsinnigen, extrapolaren Katelektrotonus die Vermuthung nahe, dass auch der galvanische Anelektrotonus markhaltiger Nerven so zu sagen aus zwei Componenten resultirt, einer, wie beim marklosen Nerven, von der Anode aus fortgeleiteten physiologischen Zustandsänderung und einer nur dem markhaltigen Nerv eigenthümlichen, dem eigentlichen Katelektrotonus desselben entsprechenden galvanischen Veränderung, deren rein physikalische Entstehung noch zu erörtern bleibt. Man würde dann voraussetzen dürfen, dass in grösster Entfernung von der Reizstrecke die Wirkungen des „physiologischen Anelektrotonus“ rein hervortreten, während sich in der Nähe der Anode andere, durch eine eigenthümliche Ausbreitung des polarisirenden Stromes bewirkte, allerdings gleichsinnige, örtliche Veränderungen des Nerven hinzugesellen. Für ein derartiges Verhalten scheint übrigens auch schon der Umstand zu sprechen, dass die anelektrotonischen Wirkungen den katelektrotonischen, wie schon erwähnt, immer sehr bedeutend an Stärke und Ausbreitung überlegen sind; eine Thatsache, welche sich mit Rücksicht auf die bei marklosen Nerven obwaltenden Verhältnisse leicht erklären würde. Immerhin scheint es erwünscht, noch weitere Anhaltspunkte und womöglich Beweise für eine derartige Unterscheidung eines physikalischen und physiologischen Elektrotonus zu gewinnen. Eine Aussicht hierzu schien sich durch Versuche an mit Aether oder Chloroform narkotisirten markhaltigen Nerven zu ergeben, bei welchen alle durch Leitung fortgepflanzten Veränderungen sicher ausgeschlossen erscheinen.

Bei derartigen Versuchen, bezüglich deren Methodik auf meine oben citirte Abhandlung (38) verwiesen werden darf, stellte sich nun heraus, dass schon kurze Zeit nach Beginn der Aetherwirkung (etwa nach 5—10 Min.) alle sonst in grösserer Entfernung von der durchflossenen Strecke zu beobachtenden elektromotorischen Veränderungen des Nerven wegfallen. Dies gilt sowohl hinsichtlich der oben erwähnten negativen Schwankung bei Schliessung eines absteigend gerichteten Kettenstromes, wie auch bezüglich der positiven Wirkungen bei aufsteigender Reizung. Zur selben Zeit bleibt auch die gewöhnliche negative Schwankung bei tetanisirender Reizung der Nerven aus, was beweist, dass das Leitungsvermögen wirklich aufgehoben ist (zugleich ein weiterer Einwand gegen die früher besprochene Auffassung der negativen Schwankung von Boruttau). Da gleichzeitig die physikalische und chemische Beschaffenheit des Nerven durch die Aetherbehandlung nicht wesentlich alterirt sein kann, wofür einerseits das vollkommene Gleichbleiben der Spannungsdifferenz zwischen Quer- und Längsschnitt, andererseits aber auch die Möglichkeit rascher Wiederherstellung aller normalen Lebens-

eigenschaften des Nerven nach Aufhören der Narkose spricht, so wird schon hierdurch die erwähnte Doppelnatur des Elektrotonus wahrscheinlich gemacht; denn es erscheint derselbe dann nicht allein abhängig von dem Erhaltensein der normalen Strukturverhältnisse des Nerven, sondern auch wesentlich von dessen Leitungsvermögen.

Es lässt sich nun aber ausserdem stets zeigen, dass zu einer Zeit, wo während der Aethernarkose keine Spur elektrotonischer Wirkungen in grösserer Entfernung von der Reizstrecke nachgewiesen werden kann, in der Nähe derselben starke und gesetzmässige Elektrotonusströme vorhanden sind, deren Verhalten bei länger fortgesetztem Aetherisiren von grossem Interesse ist.

Bekanntlich lässt sich unter normalen Verhältnissen ausnahmslos eine sehr beträchtliche Verschiedenheit in der Stärke der zur Seite der Anode und Kathode hervortretenden elektromotorischen Wirkungen nachweisen, was insbesondere bei Anwendung schwacher und mittelstarker Kettenströme überaus deutlich ist. Daher kommt es, dass in einiger Entfernung von der Reizstrecke Ablenkungen im Sinne des Katelektrotonus oft gänzlich fehlen oder nur spurweise auftreten, während nach Wendung des Stromes unter sonst ganz gleichen Verhältnissen Anelektrotonus in sehr beträchtlicher Stärke vorhanden sein kann. Aber auch in der Nähe der Reizstrecke ist der Grössenunterschied der kat- und anelektrotonischen Ablenkungen immer sehr bedeutend und beträgt oft mehr als das Doppelte.

Dies ändert sich nun aber vollkommen unter dem Einfluss der fortschreitenden Aetherwirkung und zwar derart, dass die anelektrotonischen Ablenkungen bei stets gleicher Reizung rasch an Grösse abnehmen, während die Wirkungen des Katelektrotonus zunächst ganz unverändert bleiben oder sogar an Stärke etwas zunehmen. Es tritt dann in der Folge immer ein Zeitpunkt ein, wo die kat- und anelektrotonischen Ablenkungen sowohl hinsichtlich ihrer Grösse wie auch bezüglich ihres zeitlichen Verlaufes vollkommen gleich sind und, wie schon hier bemerkt sei, es dann auch bei jeder beliebigen Stromesintensität bleiben. Dabei ist hervorzuheben, dass die Zunahme der Ablenkungen bei wachsender Stromstärke in späteren Stadien der Aethernarkose nahezu proportional erfolgt. Setzt man die Narkose genügend lange fort, so werden schliesslich, wie es ja von vorneherein erwartet werden musste, auch die katelektrotonischen Wirkungen beeinflusst, allein die mit der Zeit zunehmende Verminderung der betreffenden Ablenkungen hält dann durchaus gleichen Schritt mit der gleichzeitigen Abnahme des Anelektrotonus.

Unterbricht man die Aetherwirkung erst zu einer Zeit, wo bereits jeder merkliche elektrotonische Reizerfolg verschwunden ist, so tritt niemals eine Wiederherstellung der normalen Lebenseigenschaften des Nerven ein; derselbe ist dann, wie sich sowohl durch die physiologische, wie auch durch die anatomische Untersuchung herausstellt, als abgestorben zu betrachten, indem die Markscheide der einzelnen Fasern jene bekannten Zerklüftungen zeigt, welche für todte Nerven so charakteristisch sind. Wird dagegen das Präparat schon früher, unmittelbar nach erreichter Gleichheit der gegensinnigen, elektrotonischen Ablenkungen, der Einwirkung des Aethers entzogen und in

eine geräumige, feuchte Kammer gebracht, so tritt alsbald Erholung ein, die sich zunächst durch ein rasches Zunehmen der Grösse der anelektrotonischen Ablenkungen bei völligem Gleichbleiben der Wirkungen des Katelektrotonus äussert. Unter günstigen Umständen erfolgt an lebenskräftigen Präparaten nach vorsichtig durchgeführter Narkose eine vollständige Wiederherstellung der normalen Eigenschaften, insbesondere auch des Leitungsvermögens des Nerven; in anderen Fällen bleibt dagegen eine merkliche Schädigung zurück, die z. B. an Präparaten von Kaltfröschen sich dadurch äussert, dass die oben erwähnte negative Schwankung des Nervenstromes als galvanischer Ausdruck der Schliessungs- oder Oeffnungsdauererregung nach Beendigung der Narkose sehr oft nicht wieder hervortritt, so dass sich der Nerv dann ganz ebenso wie ein von einem Warmfrosch stammendes Präparat verhält. Auch lässt sich nicht selten eine deutliche und bleibende Verminderung der negativen Schwankung bei tetanisirender Reizung mit Inductionsströmen nachweisen.

Als Belege für die vorstehend mitgetheilten Thatsachen mögen die in beistehender Tabelle enthaltenen Zahlenangaben dienen, welche sich auf Ablenkungen beziehen, die unter gleichen Verhältnissen, wie bei den früher mitgetheilten Versuchsreihen beobachtet wurden. *NS* bedeutet die Stärke des Nervenstromes, *E* die Zahl der (Daniell'schen) Elemente, *ZS* die Grösse der Zwischenstrecke, *SR* die Stromesrichtung.

Einzelner Nervus ischiadicus von Rana temporaria (Kaltfrosch).

NS	*E*	*ZS*	*SR*	Ablenkung: Schliessung.	Ablenkung: Oeffnung.	Bemerkungen.
0	1	10 mm	↓ ↑	−25	+3	Vor Beginn der Narcose; die Grösse der Bussol-, Reiz- und Zwischenstrecke betrug je 10 mm. Die Bussolelektroden lagen in der Continuität des Nerven, die Reizelektroden am centralen Ende.
			↑ ↓	+46	−5	
„	2	„	↓ ↑	−48	+2	
			↑ ↓	+73	−6	
„	3	„	↓ ↑	−60	+2	
			↑ ↓	+96	−7	
„	1	„	↓ ↑	−30	0	nach 12 Minuten dauernder Aethereinwirkung.
			↑ ↓	+30	0	
„	2	„	↓ ↑	−53	0	
			↑ ↓	+54	0	
„	3	„	↓ ↑	−66	0	
			↑ ↓	+68	0	
„	1	„	↓ ↑	−24	0	nach weiteren 10 Minuten.
			↑ ↓	+24	0	
„	2	„	↓ ↑	−40	0	
			↑ ↓	+41	0	
„	3	„	↓ ↑	−60	0	
			↑ ↓	+60	0	

Einzelner Nervus ischiadicus von Rana temporaria (Kaltfrosch).

NS	*E*	*ZS*	*SR*	Ablenkung: Schliessung.	Ablenkung: Oeffnung.	Bemerkungen.
0	1	10 mm		−24 +37	0 0	10 Minuten nach Aufhören der Aetherwirkung.
„	1	„		−24 +42	0 −2	nach weiteren 10 Minuten.
12 sc	1	9 mm		−75 +120	+4 −9	9h 55′ unmittelbar nach Beginn der Aethereinwirkung. Grösse der Bussol-, Reiz- und Zwischenstrecke je 9 mm. Lage der Elektroden wie im vorigen Versuch.
„	1	„		−80 +78	0 −5	10h
„	1	„		−73 +73	0 −5	10h 5′
„	1	„		−60 +60	0 −3	10h 12′
10	1	„		−45 +46	0 0	10h 17′
6	1	„		−30 +30	0 0	10h 25′
„	1	„		−17 +17	0 0	10h 33′
5	1	„		−10 +10	0 0	10h 40′
„	2	„		−20 +20	0 0	10h 41′
„	3	„		−30 +30	0 0	10h 42′

Wenn durch die mitgetheilten Thatsachen die Existenz physiologischer, d. h. durch Leitung von den Polen aus fortgepflanzter Zustandsänderungen, welche dem Elektrotonus durchaus gleichen, als sicher erwiesen angesehen werden kann, so scheint hierdurch zugleich eine befriedigende Erklärung der bisher unvermittelten Versuchsergebnisse von Bernstein, sowie von Hermann und seinen Schülern angebahnt zu sein.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass, soweit es sich um den Anelektrotonus handelt, die galvanometrischen Befunde am marklosen Nerv in jeder Beziehung mit den Resultaten der Rheotom-

versuche Bernstein's an markhaltigen Froschnerven übereinstimmen, was nach den vorstehenden Auseinandersetzungen leicht erklärlich wird, wenn man annimmt, dass bei dem gewählten Abstand zwischen Bussol- und Reizstrecke sich nur die galvanischen Wirkungen der Erregung und des fortgeleiteten, physiologischen Elektrotonus geltend machen konnten, während es sich bei den Versuchen von Grünhagen und Hermann wohl im Wesentlichen um die Folgewirkungen des physikalischen Anelektrotonus handelt, dessen zeitliche Entwicklung an verschiedenen Nervenstellen durchaus anderen Gesetzen folgt. Möglicherweise finden auch die Angaben von Wundt in der hier vertretenen Auffassung eine Erklärung. Unter allen Umständen bedarf es aber noch weiterer Untersuchung, ehe hierüber ein entscheidendes Urtheil möglich wird. Vor Allem erscheint es fraglich, ob auch in dem bei marklosen Nerven anscheinend ganz fehlenden Katelektrotonus markhaltiger Fasern eine „physiologische Componente" steckt, was nach Bernstein's Versuchen allerdings der Fall zu sein scheint.

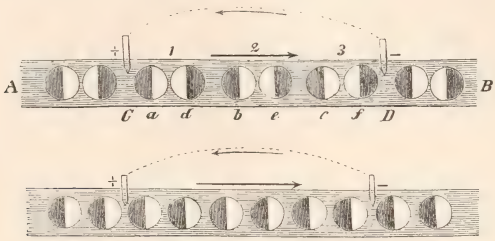


Fig. 213.

Es bleibt jetzt noch übrig, weitere Aufklärungen über die Natur des „physikalischen Elektrotonus" zu geben, wie er uns beim markhaltigen Nerv im Zustande der Aethernarkose rein entgegentritt. Vom Standpunkte seiner Molekulartheorie aus hat Du Bois-Reymond es seinerzeit versucht, die Gesammtheit der galvanischen Erscheinungen des Elektrotonus aus einer richtenden Einwirkung des polarisirenden Stromes auf die elektromotorischen Molekeln des Nerven zu erklären, die sich nicht nur auf die unmittelbar durchflossene Strecke beschränkt, sondern mehr oder weniger weit darüber hinausgreift. Denkt man sich den Nerven aus lauter peripolaren, aus je zwei dipolaren Hälften bestehenden Molekeln zusammengesetzt (Fig. 213), so erzeugt der erregende (polarisirende) Strom, der eine Strecke des Nerven durchsetzt, im ganzen Nerv den ihm gleich gerichteten Zuwachsstrom, indem er die elektrisch ungleichartigen Theilchen nach dem Bilde der Volta'schen Säule ordnet, so dass die positiven Zonen nach der Seite hin gerichtet werden, nach welcher jener Strom im Nerven fliesst, die negativen dagegen nach der Seite, von welcher der Strom kommt, wie in der Grotthuss'schen Theorie der Elektrolyse. Du Bois-Reymond nimmt dann weiter an, dass jene säulenartige Anordnung im Sinne des Stromes sich nicht nur auf die intrapolare Strecke beschränkt, sondern sich in allerdings ab-

nehmendem Maasse auf die extrapolaren Strecken fortsetzt, wodurch eben die elektrotonischen Zuwachsströme erklärt werden. Da diese Deutung mit der Annahme der Präexistenz elektromotorischer Kräfte im Nerv steht und fällt, welche zur Zeit wohl als widerlegt angesehen werden kann, so soll hier nicht näher darauf eingegangen und gleich derjenigen Versuche gedacht werden, durch welche Matteucci schon im Jahre 1863 eine wirklich physikalische Erklärung des galvanischen Elektrotonus anbahnte (39). Er fand an übersponnenen Metalldrähten (Platin), deren Bewickelung mit einer leitenden Flüssigkeit getränkt war, gesetzmässige Spannungsdifferenzen, wenn eine beliebige Strecke des Drahtes von einem constanten Strom durchflossen wurde. An jeder Stelle der extrapolaren Strecken zeigte sich zwischen je zwei zum Galvanometer abgeleiteten Punkten ein dem primären (polarisirenden) gleich gerichteter Strom von um so geringerer Stärke, je weiter die geprüfte Stelle von der polarisirten Strecke entfernt war.

Später hat insbesondere Hermann (39) dasselbe Phänomen in eingehendster Weise untersucht und zugleich eine vollständige theoretische Erklärung gegeben, indem er zeigte, dass es sich dabei nicht, wie

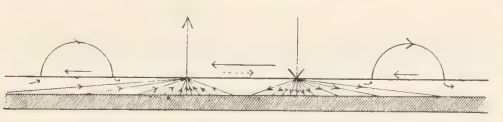


Fig. 214.

Matteucci ursprünglich meinte, um die Folge einer durch Diffusion vermittelten Ausbreitung der an den Elektroden abgeschiedenen Elektrolyte, sondern um einen besonderen Fall von Polarisation („secundäre Polarisation") handelt. Wird der feuchten Hülle eines Drahtes (Fig. 214) an zwei Punkten ein Strom zugeleitet, so hängt es, wie Hermann zeigt, ganz wesentlich von der Polarisirbarkeit bezw. Unpolarisirbarkeit der Combination ab, wie weit sich der Strom im Mantel des metallischen Kernes ausbreitet. Schon Matteucci giebt an, dass ein amalgamirter Zinkdraht, dessen Hülle mit Zinkvitriollösung befeuchtet ist, keinerlei extrapolare Spannungsdifferenzen erkennen lässt, und Hermann fand diese Angabe durchaus bestätigt. In der That ist leicht einzusehen, dass unter diesen Umständen der Strom im Wesentlichen nur an den Elektrodenstellen selbst und deren allernächster Umgebung in den metallischen Kern ein- bezw. aus demselben austreten wird, da ja die betreffenden Stromfäden in Folge der wachsenden Widerstände mit zunehmender Länge rasch an Intensität abnehmen. Findet jedoch beim Uebergang der Stromfäden aus der Flüssigkeit ins Metall eine Polarisation statt, und tritt in Folge dessen ein so beträchtlicher Uebergangswiderstand auf, dass die durch die verschiedene Länge der Stromfäden bedingten Widerstände dagegen nicht wesentlich in Betracht kommen, so steht natürlich einer weiten Ausbreitung derselben in der feuchten Hülle längs des Kernes nichts im Wege (L. Hermann). Wie das beistehende Schema ohne Weiteres erkennen lässt, muss in jedem extrapolar, beliebig angelegten, ableitenden Bogen ein

Zweigstrom in der Richtung des polarisirenden fliessen (Fig. 214). Sehr anschaulich ist auch die folgende, zu dem gleichen Resultat führende Betrachtungsweise Hermann's (39. V. p. 270). „In Fig. 215 mögen die Linien Ah und Cg die Wege bezeichnen, welche ohne Polarisation der Strom bei der Dünne der feuchten Umhüllung und dem guten Leitungsvermögen des metallischen Kernes fast ausschliesslich nehmen würde, um sich von den Elektrodenpunkten A und C zum Kern zu begeben. Findet nun eine Polarisation bei h und g statt, so wird das Metall (es sei Platin in verdünnter Schwefelsäure) bei h sich mit Wasserstoff, bei g mit Sauerstoff beladen. Nun verhält sich die mit Wasserstoff beladene Platinstelle h sofort elektromotorisch gegen die unbeladenen Nachbarstellen h_1 h_1, und es entstehen in der feuchten Umhüllung dadurch Ströme von der Richtung, die in der Figur angegeben ist. Diese Ströme scheiden bei h_1 h_1 Wasserstoff, bei h Sauerstoff ab, aber zu wenig, um den dort vorhandenen und durch den Strom stets neu entstehenden Wasserstoff vollständig

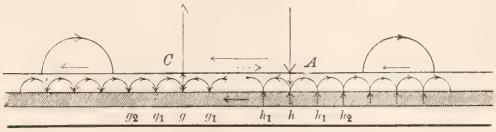


Fig. 215.

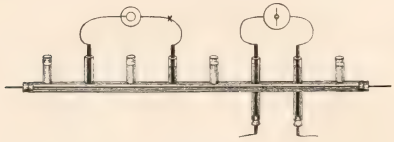


Fig. 216.

zu neutralisiren. Die beladenen Stellen h_1 wirken nun ebenso gegen ihre unbeladene Nachbarschaft h_2 elektromotorisch, es entstehen die Ströme h_1 h_2, die wieder h_2 mit Wasserstoff beladen und so fort. Die ganze Umgebung von A ist aber, sobald ein stationärer Zustand eingetreten ist, in mit der Entfernung abnehmendem Grade mit Wasserstoff, ebenso die Umgebung von C mit Sauerstoff beladen. Die durch diese Ladungen entstehenden und sie erhaltenden Ströme werden nun in einem angelegten leitenden Bogen in der gezeichneten Weise zur Anschauung kommen." (Hermann.)

Um diese für die Theorie des Elektrotonus wichtigen Erscheinungen noch genauer untersuchen zu können, bediente sich Hermann in der Folge eines Modells, in welchem die feuchte Umhüllung durch freie Flüssigkeit (gesättigte Zinksulfatlösung) ersetzt war. Dieselbe befand sich in einem mit seitlichen Ansätzen versehenen Glasrohr (Fig. 216), durch welches ein Platindraht durchgezogen war. Als zu- resp. ableitende Elektroden dienten amalgamirte Zinkdrähte. Abgesehen von den schon erwähnten Thatsachen hat sich bei diesen Versuchen noch ergeben, dass jede Unterbrechung des Drahtes (Kern-

leiters) oder des Flüssigkeitsmantels zwischen der polarisirten und abgeleiteten Strecke das Zustandekommen der extrapolaren Ströme verhindert, welche im Uebrigen stets dem polarisirenden Strome proportional sind. Mit den elektrotonischen Zuwachsströmen markhaltiger Nerven stimmen sie auch insofern überein, als bei gegebenem Abstande beider Strecken ihre Stärke mit der Länge der durchflossenen Strecke (bei gleich bleibender Intensität des polarisirenden Stromes) zunimmt. Die Ströme sind ferner im Augenblick der Schliessung vorhanden, und falls die gewählte Combination (wie z. B. Platin in Zinksulfat oder Schwefelsäure) beiderseits polarisirbar ist, auf der Anoden- und Kathodenseite gleich stark; dagegen fehlen die extrapolaren Ströme auf der Kathodenseite gänzlich oder sind doch nur in nächster Nähe des betreffenden Poles merklich, wenn es sich um eine nur einseitig (an der Anode) polarisirbare Combination handelt, wie etwa Zinkdraht in Schwefelsäure oder Kochsalzlösung, Kupferdraht in Schwefelsäure oder Zinksulfat. Wie beim Nerv, fehlen endlich die extrapolaren Zuwachsströme auch an dem Kernleitermodell bei querer Zuleitung.

Im Jahre 1883 machte Hermann an einem zwei Meter langen Kernleitermodell (Platin in Zinksulfat) bei Zuleitung kurzer, frequenter Kettenströme von gleich bleibender Richtung mittels des Bernstein'schen Rheotoms die interessante Beobachtung, dass bei grossem Abstand zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke die elektrotonischen Ströme unter Umständen erst beginnen, oder wenigstens ihr Maximum erreichen, nachdem der polarisirende Strom bereits wieder geöffnet ist, woraus naturgemäss auf einen wellenförmigen Ablauf der betreffenden galvanischen Vorgänge zu schliessen sein würde. Bei geringerem Abstand der „Reiz-" und Bussolstrecke fällt das Maximum der gleichsinnigen elektromotorischen Wirksamkeit noch in das Ende der Schlusszeit des polarisirenden Stromes. Auch liessen sich zwischen den beiden ableitenden Elektroden, ähnlich den phasischen Actionsströmen, zwei aufeinander folgende, entgegengesetzte und ungleich grosse Stromphasen erkennen, von denen die erste stärkere dem polarisirenden Strom gleich, die zweite dagegen entgegengesetzt gerichtet ist. Es liess sich zeigen, dass diese letztere nicht wie dort davon herrührt, dass der wellenförmig mit einer Geschwindigkeit von 20—65 Meter in der Secunde vorrückende Process, welcher an der ersten ableitenden Elektrode angelangt, die erste Phase macht, an der zweiten anlangend und gleichzeitig an der ersten erloschen oder stark vermindert, eine entgegengesetzte Phase hervorbringt, sondern durch den Gegenstrom bedingt ist, welcher nach Oeffnung des polarisirenden Stromes in der intrapolaren Strecke des Kernleiters entsteht. „Die zweite Phase ist kurz ausgedrückt nichts Anderes, als der vergleichsweise beharrende Zustand, in welchen der Kernleiter durch die Polarisation in Folge der rasch wiederholten Momentanschliessungen des polarisirenden Stromes geräth. Die erste Phase aber ist die auf diesen Zustand sich superponirende, wellenförmig ablaufende Wirkung jeder einzelnen Momentanschliessung. Letztere tritt völlig rein auf, wenn die beiden entgegengesetzten Polarisationen des Kerndrahtes sich nicht abgleichen können oder wenn überhaupt nur eine Polarisation vorhanden ist, also wenn ein Bipolarstrom nicht zu Stande kommen kann." (Hermann.)

Wenn Hermann die immerhin möglichen Beziehungen dieser bemerkenswerthen, leider theoretisch noch nicht hinlänglich aufge-

klärten Erscheinungen zur Fortpflanzung der Erregung im Nerven nur sehr vorsichtig betont und die Möglichkeit nicht verkennt, dass es sich vielleicht nur um scheinbare Analogien handelt, stellte sich neuerdings Boruttau (20) auch hier wieder auf den extremsten physikalischen Standpunkt. Er findet, dass auch bei Zuleitung der Wechselströme eines Schlittenapparates zu einem aus Platin- oder Palladiumdraht in 0,6 % Kochsalzlösung bestehenden Kernleiter mittels des Rheotoms galvanische Wellenerscheinungen hervortreten, welche auf der sehr raschen (über 100 Meter pro Secunde) Fortpflanzung einer negativen Phase auf weite Entfernungen hin beruhen und den physischen Actionsströmen durchaus (unter Anderem auch hinsichtlich des Einflusses der Temperatur auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit) entsprechen und hält, wie erwähnt, auch die negative Schwankung für nichts weiter als wellenförmig ablaufenden Katelektrotonus. Bei Benutzung sehr langer, aus mehreren Glasröhren zusammengesetzter Kernleitermodelle, wobei der Abstand zwischen durchströmter und abgeleiteter Strecke auf vier Meter gesteigert werden konnte, konnte Boruttau immer noch die wellenförmige Fortpflanzung der Negativität, und zwar nur dieses ganz deutlich beobachten. Bei Anwendung eines Kettenstromes entstand nur im Momente der Schliessung auf Seite der Kathode und bei Oeffnung nur auf der Anodenseite ein „wenn auch geringfügiger, kurz dauernder Ausschlag im Sinne einer Negativität der proximalen Elektrode". „Bedeutend ansehnlicher zeigte sich ein solcher momentaner, negativer Ausschlag, als einzelne Inductionsschläge mittels Schlüssels durch die „Reizstrecke" geführt wurden: Ganz unabhängig von ihrer Richtung entsprach jedem ein kurzer negativer Ausschlag." Wurden Wechselströme benützt, so zeigte sich eine Negativität der proximalen Elektrode, die so lange dauerte wie jene „Tetanisation". „Auch die Analyse durch das Differentialrheotom führte zu dem Ergebniss, dass auf solche Entfernungen hin nur noch eine Negativitätswelle (d. h. der Katelektrotonus) sich fortpflanzt", wobei es für das Ergebniss gleichgültig ist, ob der „Reizstrecke" vermittels des Rheotoms kurze frequente Kettenströme oder Inductionsschläge zugeleitet werden: „in beiden Fällen zeigt sich die in zwei Phasen über die abgeleitete Strecke hinlaufende Negativitätswelle, durch welche die proximale Elektrode gegen die distale erst negativ, dann positiv ist."

Ungeachtet der zahlreichen und in der That sehr auffallenden Analogien zwischen den eben geschilderten Erscheinungen am Kernleitermodell und den galvanischen Wirkungen elektrisch durchströmter markhaltiger Nerven, wird man zunächst wohl gegen die völlige Gleichstellung der als Begleiterscheinung der Erregung auftretenden Negativität und jener katelektrotonischen Wellen protestiren müssen. Die meiner Ansicht nach zwingenden Gründe, welche dagegen sprechen, sind erstlich einmal in dem Auftreten ganz analoger galvanischer Erscheinungen bei elektrischer Erregung der verschiedensten irritablen Gebilde gegeben, deren Bau in keiner Weise berechtigt, sie als Kernleiter in dem Sinne wie markhaltige Nerven aufzufassen; unvereinbar scheint mir ferner auch die Thatsache zu sein, dass mit Aether narkotisirte markhaltige Nerven, bei welchen die physikalische „feste Polarisation" nach wie vor eintritt, keine Spur fortgeleiteter Wirkungen zeigen, und endlich vor Allem der Umstand, dass die galvanischen Erregungserscheinungen in gleicher Weise an allen

überhaupt geeigneten Objecten auch bei nicht elektrischer Reizung hervortreten. Boruttau nimmt nun freilich keinen Anstand, auch hier wieder Eigenschaften der Kernleiter zur Erklärung heranzuziehen. Er glaubt ein Analogon der mechanischen Reizung der Nerven und ihrer galvanischen Erfolge in dem plötzlichen Durchbrechen des innerhalb der feuchten Umhüllung befindlichen, vorher an einer bestimmten Stelle angefeilten Kernleiterdrahtes erblicken zu dürfen, indem er jedesmal „mit grösster Präcision eine relativ grossartige momentane Strom- resp. Ladungserscheinung“ an einer entfernten abgeleiteten Strecke beobachtete, „welcher sofort die Rückkehr zum vorhergehenden Ruhezustande folgte.“ Ohne nun an dem Thatsächlichen der Beobachtung zweifeln zu wollen, dürfte doch wohl kaum Jemand, der auf dem Standpunkte steht, nur lebende thierische oder pflanzliche Zellen für reizbar zu halten, den aus dem angeführten Versuch gezogenen Schlussfolgerungen beizupflichten geneigt sein. Wie so oft, zeigt sich gerade in diesem Falle, wie verhängnissvoll es werden kann, Beobachtungen an einem bestimmten Objecte zu verallgemeinern und ohne Rücksicht auf die Verschiedenheiten der Structur Lebenserscheinungen von einseitig physikalischen Gesichtspunkten aus zu beurtheilen.

Ohne leugnen zu wollen, dass weitere Forschungen auf diesem Gebiete vielleicht gewisse weitere Analogien zwischen der Leitung der Erregung einerseits und der des wellenförmig fortschreitenden Elektrotonus an Kernleitern andererseits zu Tage fördern werden, dürfte es doch gerathen sein, vorläufig im Auge zu behalten, dass Erregung und Erregungsleitung an Objecten und unter Umständen beobachtet werden, wo die physikalischen Voraussetzungen Boruttau's schlechterdings nicht gegeben sind.

Aber auch für die „feste Polarisation“, d. h. die elektrotonischen Dauerströme in grösserer Nähe der durchflossenen Strecke eines markhaltigen Nerven, erscheint es zum mindesten noch fraglich, ob sie, wiewohl zum Theil sicher nur physikalisch bedingt, lediglich nach dem Hermann'schen Erklärungsprincip zu deuten sind, zumal dasjenige Structurverhältniss der markhaltigen Fasern, das hier wohl vor Allem (und vielleicht sogar allein) in Betracht kommt, nämlich die Umhüllung des Axencylinders mit der Markscheide, auf den ersten Blick, wie man meinen sollte, wenige Eigenschaften zeigt, die bei dem ursprünglichen Kernleitermodell aus Metall und Flüssigkeit als wesentlich zu betrachten sind. Hier handelt es sich zunächst um den enormen Unterschied des Leitungsvermögens zwischen der feuchten Hülle und dem metallischen Kern. Eine auch nur annähernd so grosse Verschiedenheit des Leitungsvermögens zwischen Axencylinder und Markscheide ist natürlich von vorneherein ausgeschlossen, ja es fragt sich, ob überhaupt ein merklicher Unterschied besteht. Eine zweite Frage ist ferner die, ob an der Grenzfläche der beiden genannten Elementarbestandtheile markhaltiger Nervenfasern eine Polarisation überhaupt vorhanden ist und wenn ja, ob eine solche Polarisation an der Grenze zweier Elektrolyten hinsichtlich des Einflusses auf die Stromausbreitung so behandelt werden kann, wie die an der Grenzfläche zwischen Metall und Flüssigkeit.

Hinsichtlich des ersten Punktes hat Hermann schon vor längerer Zeit den experimentellen Nachweis geliefert, dass der schon früher erwähnte sehr beträchtliche Unterschied des Längs- und Querwider-

standes des Nerven im Wesentlichen auf eine dem Strom entgegenwirkende elektromotorische Kraft zu beziehen ist, welche von Polarisation herrührt, die bei Querdurchströmung hauptsächlich an der Grenze zwischen Neurilemm (Schwann'scher Scheide) und Markscheide stattzufinden scheint, sodass man nach Hermann als Kernsubstanz nicht sowohl den Axencylinder, sondern den „ganzen protoplasmatischen Röhreninhalt", als Hülle nicht die Markscheide, sondern „das Neurilemm und das interstitielle Bindegewebe" anzusehen hätte.

Hermann brachte parallel neben einander gelagerte Froschnerven zwischen zwei quadratische Glasplatten und bestimmte den Widerstand nach der Wheatstone'schen Methode, wenn der Strom das eine Mal in der Längsrichtung der Fasern und dann quer durchgeleitet wurde. „Der Querwiderstand ergab sich fünfmal so gross als der Längswiderstand; ersterer ist etwa $12^1/_2$ Millionen, letzterer nur $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers."

Hält man hiernach das Vorhandensein einer Grenzpolarisation nach Analogie der Kernleiter am markhaltigen Nerven für sicher bewiesen, so würde es sich weiter noch darum handeln, ob die Stärke einer solchen Polarisation an der Grenze zweier Elektrolyten ausreicht, um die beobachtete Stromausbreitung am Nerven zu erklären. Vom rein theoretischen Standpunkte lässt sich nun freilich gegen eine solche Annahme kein begründeter Einwand erheben. Mit Rücksicht auf die Stärke der elektrotonischen Wirkungen sieht man sich aber allerdings gezwungen, den Nerven mit Hermann (40) eine „beispiellos bedeutende" Grenzpolarisationskraft zuzuerkennen, da voraussichtlich „die im Vergleich zu den Metall-Flüssigkeits-Combinationen sehr schwachen Polarisationen an der Grenze gewöhnlicher Flüssigkeiten nur zu einer sehr schwachen Ausbreitung durch Uebergangswiderstand führen können, die den Fehlerquellen gegenüber unnachweisbar wird".

Nichtsdestoweniger giebt es aber erfahrungsgemäss doch Combinationen von feuchten Leitern, welche ganz ausserordentlich starke Wirkungen im Sinne eines streng gesetzmässigen Elektrotonus erkennen lassen, deren Entstehung aber wohl weniger auf eine Grenzpolarisation im Sinne Hermann's, als vielmehr auf eine eigenartige Stromschleifenbildung im Sinne einer von Grünhagen (41) und Hering (24) vertretenen Theorie zurückzuführen sein dürfte. Seit lange bedient sich Hering zur Demonstration des „physikalischen Elektrotonus", eines ausserordentlich einfachen Modells, welches alle Erscheinungen in schönster Weise darbietet, nämlich der langen und internodienfreien Halme des Pfeifengrases, welche zuvor mit Wasser getränkt und unmittelbar vor dem Versuch mit einer concentrirten Kochsalzlösung gefüllt werden. Ein nicht minder bequem zu handhabendes Versuchsobject habe ich selbst in den Fühlern und Beinen des Krebses gefunden, welche in Alkohol aufbewahrt und vor dem Versuch einfach mit 0,6 % Kochsalzlösung durchtränkt werden.

Die Aehnlichkeit der elektrotonischen Erscheinungen in diesem Falle mit denen, welche man unter gleichen Umständen an ätherisirten Nerven beobachtet, springt sofort in die Augen und erstreckt sich ebensowohl auf die Gleichheit der an- und katelektrotonischen Ablenkungen, wie auch auf die mehr oder weniger angenäherte Proportionalität, welche bei einer gegebenen Lage der stromzuführenden und der Bussolelektroden zwischen der Grösse der betreffenden Wirkungen und der Stärke des polarisirenden Stromes besteht (38). Als ein wesentliches und

charakteristisches Merkmal „elektrotonischer“ Ströme gegenüber gewöhnlichen Stromschleifen muss der Umstand gelten, dass die Richtung des extrapolar abgeleiteten Stromes von der Lage des ableitenden Bogens abhängt. Dies geht unmittelbar aus der Betrachtung der beistehenden schematischen Figur (Fig. 217) hervor, welche erkennen lässt, dass die von entgegengesetzten Seiten des Leiters abgeleiteten extrapolaren Stromzweige auch nothwendig entgegengesetzte Richtung haben müssen. Dagegen ist dies weder bei dem Nerven noch auch bei einem der vorhin erwähnten Modelle der Fall. Wie immer auch die Bussolelektroden hier angelegt werden mögen, stets ist der

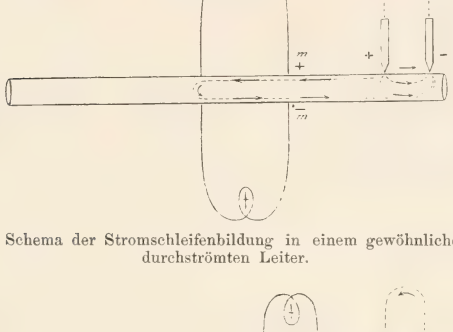


Fig. 217. Schema der Stromschleifenbildung in einem gewöhnlichen partiell durchströmten Leiter.

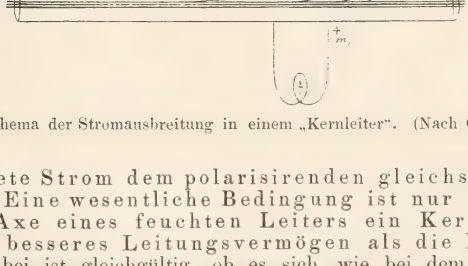


Fig. 218. Schema der Stromausbreitung in einem „Kernleiter“. (Nach Grünhagen.)

abgeleitete Strom dem polarisirenden gleichsinnig gerichtet. Eine wesentliche Bedingung ist nur die, dass in der Axe eines feuchten Leiters ein Kern steckt, welcher besseres Leitungsvermögen als die Hülle besitzt. Dabei ist gleichgültig, ob es sich, wie bei dem Kernleitermodell Matteucci's, um ein Metall, oder wie, bei den Versuchen von Hering, dem sich ein ganz analoger von Grünhagen (42), sowie neuerdings gewisse von Boruttau benutzte Combinationen anschliessen, um einen flüssigen Leiter als besser leitenden Kern handelt. Nach Grünhagen würde man sich vorzustellen haben, dass in jeder derartigen Leitercombination im Sinne des beistehenden Schemas (Fig. 218) „die in der Hülle verlaufenden Stromzweige nur eine einzige Richtung nach dem besser leitenden Kern einschlagen, die rückläufigen Stromarme dagegen sämmtlich von der besser leitenden

Axe eingeschlossen werden". „In Folge dieser Absorption aller rückläufigen Partialströme durch den Kernleiter ist dann aber auch die Hülle frei von ihnen, und wo man immer die ableitenden Fusspunkte eines Galvanometerkreises derselben anlegen mag, ob seitlich neben oder gegenüber den stromzuführenden Elektroden, überall werden nur Partialströme von einsinniger Richtung, derjenigen entsprechend abgeleitet werden, welche den vorhin erwähnten divergirenden Stromfäden eigen ist." (Grünhagen.) Lässt man diese Anschauung gelten, so würde dem Axencylinder ein wesentlich besseres Leitungsvermögen zuzuerkennen sein, als der Markscheide, was übriges auch vom histo-chemischen Standpunkte aus nicht gerade unwahrscheinlich ist. Das vollständige Fehlen eines gut ausgesprochenen physikalischen Elektrotonus bei marklosen Nerven und Muskeln würde daher nach dieser Theorie im Wesentlichen auf den Mangel schlechter leitender Hüllen der einzelnen Elemente zu beziehen sein, wobei noch besonders betont werden muss, dass, wie ich mich erst neuerdings wieder überzeugt habe, elektrotonische Erscheinungen auch in solchen Fällen vermisst werden, wo, wie bei vielen Crustaceennerven, die einzelnen Axencylinder von mächtig entwickelten, geschichteten Bindegewebshüllen umschlossen sind. Es scheint also speciell die physikalisch-chemische Natur der Markscheide für das Zustandekommen der Ausbreitungserscheinungen des Stromes wesentlich zu sein. Mit Rücksicht hierauf wären Versuche an den Nerven von Palaemon von Interesse, welche nach Retzius markhaltige Fasern führen und sich dadurch ganz wesentlich von denen der meisten übrigen Crustaceen unterscheiden.

Als gesichertes Resultat aller im Vorhergehenden mitgetheilten Thatsachen und Erörterungen ergiebt sich für den markhaltigen Nerven das Vorhandensein einer irgendwie, sei es nun durch „secundäre Polarisation" oder durch directe Stromschleifen, vermittelten Ausbreitung eines zugeleiteten Stromes über die unmittelbar durchflossene Strecke hinaus, d. h. eines physikalisch verursachten Elektrotonus, der jedoch, wie gezeigt wurde, seinerseits in der Regel durch gleichsinnige physiologische Zustandsänderungen des Nerven complicirt erscheint. Vom physiologischen Standpunkte aus liegt das Hauptinteresse desselben auf Seite der durch die Ausbreitung des Reizstromes bedingten Veränderungen des Nerven, insbesondere seiner Erregbarkeit. Beim Muskel, wo der Aus- und Eintritt des Stromes im Wesentlichen auf die Elektroden selbst und deren nächste Umgebung beschränkt bleibt, äussern sich natürlich auch die polaren Wirkungen des Stromes einerseits als Erregung, andererseits als Hemmung nur local an der Stelle ihrer Entstehung. Besitzt aber, wie beim markhaltigen Nerven, die physiologische Anode beziehungsweise Kathode, d. h. das Gebiet, innerhalb dessen überhaupt Stromfäden in die erregbare Substanz des Axencylinders ein- beziehungsweise aus derselben austreten, eine erhebliche Ausdehnung, so wird natürlich das Gleiche auch hinsichtlich aller Folgewirkungen der Erregung und Hemmung gelten müssen. Die räumliche Ausdehnung des physikalischen Elektrotonus als der Gesammtheit aller durch den elektrischen Strom direct bewirkten Veränderungen deckt sich mit andern Worten mit der räumlichen Verbreitung der anodischen und kathodischen Stellen an dem durchströmten Gebilde. Wenn daher für Muskeln sowohl wie für Nerven ganz allgemein der Satz gilt, dass innerhalb gewisser Grenzen der

Stromstärke und Stromesdauer an der physiologischen Kathode, d. h. an jedem Punkte, wo der Strom aus der erregbaren Substanz austritt, während der Schliessungszeit ein Zustand erhöhter Anspruchsfähigkeit besteht, während das Umgekehrte an der physiologischen Anode der Fall ist, so ergiebt sich unmittelbar auch ein Verständniss für die Thatsache der intra- und extrapolar sich ausbreitenden polar-antagonistischen Erregbarkeitsänderungen eines polarisirten markhaltigen Nerven. Es erklärt sich ferner leicht die auf den ersten Blick so auffallende Erregbarkeitssteigerung in der Nähe jedes künstlichen Querschnittes. Denn gerade wie ein künstlich zugeführter Strom wird auch der Demarcationsstrom jeder markhaltigen Nervenfaser nicht nur in nächster Nähe der Demarcationsfläche sich innerlich abgleichen, sondern aus gleichen Gründen wie dort werden sich, wie im beistehenden Schema angedeutet ist (Fig. 219), Stromfäden weithin vom Querschnitt erstrecken, welche, allerorts aus dem Axencylinder austretend, denselben in den Zustand des Katelektrotonus mit allen seinen Folgen versetzen, dessen Intensität natürlich mit der Entfernung vom Querschnitt rasch abnimmt. Auch die sogenannten schwachen Längsschnittströme können, wie Hermann zuerst hervorgehoben hat und Fig. 219 ohne Weiteres erkennen lässt, einfach als elektrotonische Ausbreitung des Demarcationsstromes betrachtet werden.

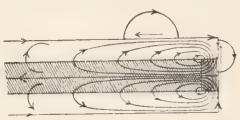


Fig. 219. Elektrotonische Ausbreitung des Demarcationsstromes längs des Nerven (schwache Längsschnittsströme). (Nach Hermann.)

Endlich sei hier auch noch auf die schon früher besprochene Thatsache hingewiesen, dass bei elektrischer Reizung eines local abgetödteten, markhaltigen Nerven sich nur dann die physiologische Wirkung des einen Poles wie beim Muskel ausschalten lässt, wenn ein mehr oder weniger grosser Theil der intrapolaren Strecke mit möglichster Erhaltung der histologischen Structur abgetödtet wird. Auch dies erklärt sich nun leicht und unmittelbar durch die räumliche Vertheilung der Aus- und Eintrittsstellen des Stromes, ebenso wie die auch schon früher hervorgehobene Verschiedenheit abterminaler und atterminaler Inductionsströme, welche auf das Querschnittsende eines markhaltigen Nerven einwirken. Da die elektromotorische Kraft des Gegensatzes zwischen „alterirter“ und nicht alterirter Nervensubstanz voraussichtlich sehr gross ist, indem schon die Wirkungen von Seite der nach aussen abgeleiteten Zweigströme sehr beträchtlich sind, so muss die Intensität der Strömchen, welche sich in der Nähe eines künstlichen Querschnittes markhaltiger Nerven durch die Hüllensubstanzen abgleichen, zweifellos schon wegen des geringen Widerstandes bei mikroskopischer Längendimension ausserordentlich gross sein. (Hermann.)

Secundär-elektromotorische Erscheinungen an Nerven.

Wie beim Muskel, so hatte Du Bois-Reymond auch bei markhaltigen Nerven gezeigt, dass jede von einem hinreichend starken Kettenstrom durchflossene Strecke nach Oeffnung des Kreises in einem

bestimmten Sinne gesetzmässig elektromotorisch wirkt, und die Erscheinungen in beiden Fällen auf „innere Polarisation" bezogen, da sich ergab, dass ein entgegengesetzter (eventuell gleich gerichteter) Nachstrom auch dann beobachtet wird, wenn sich beide ableitende Bussolelektroden zwischen den Reizelektroden innerhalb der intrapolaren Strecke befanden. Dass diese Annahme sich in der Folge, wenigstens in Bezug auf den Muskel, als irrig erwies, wurde schon früher (p. 378) gezeigt. Für den Nerven gestaltet sich die Untersuchung einerseits wegen der geringeren Stärke der Wirkungen, besonders aber wegen der elektrotonischen Ausbreitung des (polarisirenden) Reizstromes sehr viel schwieriger. Nichtsdestoweniger lässt sich aber auf Grund der bis jetzt vorliegenden Beobachtungen sagen, dass ein wesentlicher Unterschied in Bezug auf die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln und Nerven nicht besteht. So fand schon Du Bois-Reymond die stärksten negativen Wirkungen nach längerem Hindurchleiten verhältnissmässig schwacher Ströme, während die stärkste „positive Polarisation" nach ganz kurzer Schliessung einer starken Kette (25—30 Grove!) hervortritt (43). Hermann, welcher Anfangs bei Durchströmung einer 40 mm langen Nervenstrecke (zwei mit den entgegengesetzten Enden zusammengelegte Ischiadici vom Frosch) keinen durchgreifenden Unterschied in den Ablenkungen fand, wenn sich die abgeleitete Strecke einmal in möglichster Nähe der Anode und dann der Kathode befand, stellte in der Folge fest, dass „auch am Nerven wie am Muskel die gleichsinnige Nachstromphase regelmässig ausbleibt, wenn die physiologische Anode am künstlichen Querschnitt liegt und von diesem auch abgeleitet wird", so dass darüber kein Zweifel bestehen kann, dass auch hier der gleichsinnige Nachstrom (die „positive Polarisation") lediglich als der galvanische Ausdruck der Oeffnungserregung aufzufassen ist.

Die weithin sich erstreckende extrapolare Ausbreitung des polarisirenden Stromes bei markhaltigen Nerven macht es erforderlich, auch das Verhalten der extrapolaren Nachströme nach Oeffnung des Kreises zu prüfen. Die erste Untersuchung rührt von Fick (44) her, welcher fand, dass zu beiden Seiten des polarisirenden Stromes ein demselben entgegengesetzter Nachstrom hervortritt, welcher sehr bald schwindet. Wenig später constatirte dagegen L. Hermann (45), dem sich dann auch Fick anschloss, dass dies nur auf Seite der Anode der Fall ist, während ausserhalb der Kathode ein dem polarisirenden gleichsinniger Strom erscheint, dessen Stärke immer hinter der des anodischen Nachstromes zurückbleibt. Bezüglich des letzteren stellte Hermann später auch noch fest (46), dass demselben ein kurzer, mit dem polarisirenden Strom gleichsinniger Vorschlag vorausgeht.

Zur Erklärung aller dieser Erscheinungen macht Hermann einerseits die von ihm näher untersuchten („polarisatorischen") Nachströme an „Kernleitern" geltend, mit denen sich andererseits die „irritativen", auf die polaren Erregungserscheinungen und speciell die Oeffnungserregung zu beziehenden Nachströme combiniren sollen. Da, wie früher gezeigt wurde, die letzteren allein zur Erklärung aller secundär-elektromotorischen Wirkungen am Muskel vollkommen ausreichend scheinen, so darf dies wohl auch für den Nerven als das von vornherein Wahrscheinlichste gelten. Doch werden weitere Untersuchungen erforderlich sein, ehe sich hierüber ein endgültiges Urtheil

fällen lässt. Jedenfalls aber beruht der dem polarisirenden entgegengesetzte, extrapolare, anodische Nachstrom auf der vom Pole nach aussen allmählich abnehmenden Negativität, welche als galvanische Folge der Oeffnungserregung entsteht, und ebenso würde auch der gleichsinnige extrapolare, kathodische Nachstrom als „irritativer" gedeutet werden können, wenn man analog wie beim Muskel die wiederum nach aussen vom Pole abnehmende Negativität als Nachwirkung der vorausgehenden Erregung auffasst, die sich natürlich beim markhaltigen Nerven so weit erstrecken muss, als Austrittsstellen von Stromfäden vorhanden sind.

Es bleiben jetzt nur noch die Gründe zu erörtern, welche insbesondere Grützner und Tigerstedt(48) für die von ihnen vertretene Annahme geltend machten, dass gewisse Formen, ja vielleicht alle Oeffnungszuckungen durch den negativen Polarisationsstrom verursachte Schliessungszuckungen sind. Mit Rücksicht auf das früher Gesagte ist leicht ersichtlich, wie dieser Strom bei genügender Stärke in der That dieselbe Rolle in der Continuität des Nerven spielen könnte, wie der Demarcationsstrom am Querschnittsende, d. h. eventuell zur Entstehung scheinbarer Oeffnungszuckungen führen wird.

In der That versuchte denn auch schon Peltier, welcher im Jahre 1836 die negative Polarisation durchströmter Froschgliedmaassen zuerst beobachtete, und dessen Untersuchungen den Ausgangspunkt der diesbezüglichen Arbeiten von Du Bois-Reymond bildeten, die Oeffnungszuckung durch den Polarisationsstrom zu erklären. Indess machte bereits Du Bois-Reymond gegen diese Auffassung den Umstand geltend, dass doch „diese Ladungen, um einen Strom durch den Nerven hervorzubringen, allem Anschein nach eine geschlossene Kette brauchen dürften, diese Bedingung aber eben durch das Oeffnen verloren geht". (23, I, p. 381.) Auch Matteucci schloss sich der Meinung Peltier's an, dass durch die (negative) Polarisirbarkeit des Nerven die Erscheinung der Oeffnungszuckung erklärt werden könne, ohne jedoch beweisende Thatsachen beizubringen (47).

Was den eben berührten Einwand Du Bois-Reymond's betrifft, so hat derselbe seither an Bedeutung verloren, indem erfahrungsgemäss feststeht, dass die im Muskel und ebenso im Nerven stattfindende innere Abgleichung eines Demarcationsstromes zur Auslösung scheinbarer Oeffnungszuckungen durchaus hinreicht. Unter der Voraussetzung genügender Intensität wird man daher ein Gleiches auch hinsichtlich des durch den Reizstrom erzeugten negativen Polarisationsstromes erwarten dürfen, und es kam nur darauf an, auf experimentellem Wege zu beweisen, dass gewisse Oeffnungszuckungen wirklich in der angedeuteten Weise zu Stande kommen.

Grützner (l. c.) stellte Versuche an mit Rücksicht darauf, ob es nicht etwa gelingen würde, Unterschiede hinsichtlich des Auftretens der Oeffnungszuckung bei indirecter Muskelreizung zu constatiren, je nachdem dem polarisatorischen Gegenstrom Gelegenheit geboten wird, sich im Momente der Oeffnung des Reizstromes durch eine äussere gut leitende Nebenschliessung abzugleichen, oder wenn eine solche fehlt und nur die innere Abgleichung im Nerven selbst möglich ist. In der That zeigte sich nun, dass sich, insbesondere bei Anwendung metallischer Elektroden, immer ein Unterschied im Sinne der theoretischen Voraussetzung bemerkbar machte, indem die Oeffnungszuckung viel früher (d. h. bei schwächerem Reizstrom) auftrat oder stärker war,

wenn eine äussere Nebenschliessung für den Polarisationsstrom vorhanden war, als im andern Falle. Auch Hermann theilt analoge Versuche mit, welche er bereits 1875/76 mit gleichem Erfolge angestellt hatte, deren Ergebnisse jedoch damals nicht veröffentlicht wurden.

Es geht aus diesen Thatsachen hervor, dass der polarisatorische Gegenstrom unter den gegebenen Bedingungen bei der Auslösung der Oeffnungszuckung mitbetheiligt ist, wenn sich auch keineswegs daraus schliessen lässt, dass er dieselbe unter allen Umständen allein bedingt. Dieser Schluss scheint jedoch Grützner und Tigerstedt hauptsächlich durch den Umstand gerechtfertigt, dass alle jene Momente, welche das Entstehen, beziehungsweise die Zunahme eines negativen Polarisationsstromes begünstigen, auch das Auftreten der Oeffnungszuckung befördern.

Der normale, lebensfrische und unversehrte Nerv zeichnet sich, wie früher bereits bemerkt wurde, durch eine gewisse Resistenz gegenüber der Erregung durch Oeffnung eines elektrischen Stromes aus, so dass es meist ziemlich starker Kettenströme bedarf, um nach kurzer Schliessungsdauer Oeffnungszuckungen auszulösen. Wenn jedoch durch einen hierzu genügend starken Strom einmal eine Oeffnungszuckung ausgelöst wurde, wirkt, wie oben gezeigt wurde (p. 594), unmittelbar nachher auch das Verschwinden vorher nur bei Schliessung wirksamer, schwacher Ströme erregend, vorausgesetzt, dass in beiden Fällen dieselbe Nervenstrecke vom Strome durchflossen wird. Nach kurzer Zeit der Ruhe verschwindet dieser Reizerfolg wieder vollständig. Nach Grützner und Tigerstedt würde nun dieses Verhalten so zu deuten sein, dass der durch den stärkeren Strom in der durchflossenen Strecke erzeugte, nach Oeffnung des Reizstromes allmählich abklingende, negative Polarisationsstrom dieselbe während seines Bestehens für Auslösung „scheinbarer" Oeffnungszuckungen disponirt, wobei natürlich die Abgleichung des Polarisationsstromes bei der gewöhnlichen Art und Weise, den Reizstrom zu öffnen, lediglich eine innere, im Nerven selbst stattfindende sein kann.

Tigerstedt gelangte bei seinen Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf der negativen Polarisation von Froschnerven, sowie über deren Abhängigkeit von Intensität und Schliessungsdauer des Reizstromes zu folgenden Resultaten:

1. Innerhalb gewisser Grenzen der Stromstärke ist die (negative) Polarisation des Nerven der Stärke des Reizstromes direct proportional.
2. Wenn der polarisirende Strom während ungleich langer Zeit auf den Nerven einwirkt, so nimmt die Polarisation zu; dieselbe steigt im Beginn schneller und später immer langsamer, schliesslich äusserst langsam ihrem Maximum sich nähernd.
3. Wenn der polarisirende Strom geöffnet wird, erreicht die Polarisation augenblicklich ihren höchsten Werth und sinkt darnach unaufhörlich herab; dieses Herabsinken geschieht im Beginn sehr schnell, später aber immer langsamer, so dass die Polarisation noch lange Zeit nach dem Oeffnen des polarisirenden Stromes anhält und nur assymptotisch dem Nullpunkte sich nähert.

In allen drei Punkten zeigt aber auch die Oeffnungszuckung Uebereinstimmung mit dem negativen Polarisationsstrom. Oben wurde die

Thatsache besprochen, dass durch Einwirkung verdünnter Lösungen von Kalisalzen oder alkoholischer Kochsalzlösung motorische Froschnerven derart verändert werden, dass in einem gewissen Stadium selbst sehr schwache Kettenströme nach ganz kurzer Schliessungszeit Oeffnungszuckungen vom Charakter der Querschnittsöffnungszuckungen auslösen, und dass diese Veränderung durch Auslaugen der betreffenden Substanzen wieder vollständig beseitigt werden kann.

Tigerstedt fand nun, dass auch „die (negative) Polarisirbarkeit des Nerven bei Behandlung mit alkoholischer Kochsalzlösung steigt bis zu 1,5 mal ihrer ursprünglichen Stärke", und erblickt in diesem Umstande eine weitere Stütze für die Auffassung der betreffenden Oeffnungszuckungen als durch den negativen Polarisationsstrom bedingter Schliessungszuckungen. Endlich wäre nach Tigerstedt auch das frühere Auftreten der Oeffnungszuckung bei Reizung des durchschnittenen Plexus ischiadicus gegenüber der Reizung peripherer Nervenstellen, welches ich und Grützner beobachteten, auf eine leichtere Polarisirbarkeit des betreffenden Nervenabschnittes zurückzuführen. Indess dürfte doch wohl der Demarcationsstrom die Hauptrolle spielen. Wenn man die Gesammtheit der angeführten Thatsachen überblickt, so kann es kaum zweifelhaft sein, dass in der That gewisse Formen von Oeffnungszuckungen als durch den negativen Polarisationsstrom bedingte Schliessungszuckungen zu deuten sind. Für eine so weitgehende Verallgemeinerung jedoch, wie sie von Tigerstedt und ganz neuerdings von Hoorweg (49) statuirt wurde, wonach „die Ursache der Oeffnungserregung und aller beim Oeffnen eines polarisirenden Stromes stattfindenden Erscheinungen der (negative) Polarisationsstrom und in gewissen Ausnahmen der Nerven-(Muskel-)Strom ist", liegt keinerlei Berechtigung vor. Es spricht dagegen vor Allem auch der Umstand, dass, wie besonders Hermann hervorgehoben hat, Oeffnungszuckungen auch bei blosser Verminderung des Stromes (bei negativen Intensitätsschwankungen) auftreten, in welchem Falle ein Polarisationsstrom überhaupt nicht zu Stande kommt, indem die Anode nie zur Kathode werden kann, wenn die Verminderung weniger als die Hälfte beträgt.

Noch von einem anderen Gesichtspunkte aus, als dem, der im Vorhergehenden geltend gemacht wurde, schien es möglich, der Frage näher zu treten, ob die elektrotonischen Zuwachsströme lediglich auf physikalischer Stromschleifenbildung beruhen oder durch physiologische Zustandsänderungen der Nervensubstanz bedingt sind. Einen Fingerzeig für die Beurtheilung schien die Untersuchung der Frage liefern zu können, wie sich die Elektrotonusströme bei der Erregung des Nerven, resp. wie sich die Actionsströme im elektrotonisirten Nerven verhalten. Die ersten diesbezüglichen Angaben verdanken wir Bernstein (50).

Derselbe begann mit der Untersuchung der Veränderungen, welche die negative Schwankung des Demarcationsstromes erleidet, wenn gleichzeitig eine Strecke des Nerven ober- oder unterhalb der Reizstrecke von einem Kettenstrom durchflossen wird. Ist dieser zunächst sehr schwach, und liegen die polarisirenden Elektroden so entfernt von dem abgeleiteten Querschnittsende, dass eine merkliche Einmischung elektrotonischer Ströme zunächst ausgeschlossen erscheint, so beobachtet man, wenn sich die mit der secundären Spirale eines Inductionsapparates verbundenen Reizelektroden zwischen der polarisirten und

der abgeleiteten Nervenstrecke befinden („infrapolar" liegen), regelmässig eine Verstärkung der negativen Schwankung bei absteigender, eine Schwächung bei aufsteigender Richtung. Umgekehrt verhält sich der Erfolg bei Reizung oberhalb des polarisirten Nervenabschnittes.

Wie man sieht, stimmen diese Ergebnisse im Wesentlichen mit den durch Pflüger bekannt gewordenen elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen überein, indem ja in der That nur an Stelle des normalen Index der Erregung des Muskels das Galvanometer getreten ist. Rückt man aber dann die polarisirenden Elektroden dem abgeleiteten Querschnittsende näher, so dass die elektrotonischen Spannungsdifferenzen erst nur schwach, dann immer stärker merklich werden und daher je nach der Richtung des polarisirenden Stromes den Demarcationsstrom entweder schwächen (in der negativen Phase) oder verstärken (positive Phase), so zeigt sich bei infrapolarer tetanisirender Reizung eine deutliche Abnahme der negativen Schwankung in der negativen, durch den absteigenden Strom erzeugten, ein Anwachsen dagegen in der positiven Phase des Elektrotonus bei aufsteigender Stromesrichtung. Ersterenfalls kann die negative Schwankung, wenn die Stärke des polarisirenden Stromes eine gewisse Grenze überschreitet, gleich Null werden, ja sogar ihr Zeichen ändern. Das erstere ist immer dann der Fall, wenn in der negativen Phase der Demarcationsstrom ganz verschwindet. Tritt dagegen an seine Stelle ein verkehrter Strom, so nimmt die Spannungsdifferenz während der Reizung im gleichen Sinne zu. Es ergiebt sich daher „eine sehr deutliche Abhängigkeit der negativen Schwankung von der Stärke und Richtung der eintretenden elektrotonischen Phase. Verstärkt dieselbe den Nervenstrom, so wächst auch die negative Schwankung; schwächt sie ihn, so nimmt diese ab, und die negative Schwankung wird Null, sobald in der negativen Phase der abgeleitete Strom ganz verschwindet. Die bei der Reizung eintretende Schwankung ist also stets negativ gegen das Vorzeichen des abgeleiteten Nervenstromes." Man sieht leicht, dass sich, wie Bernstein bemerkt, diese Resultate einfach aus der Annahme erklären liessen, „dass der im elektrotonischen Zustande vom Nerven abgeleitete Strom sich verhalte wie ein gewöhnlicher Nerven-(Demarcations-)Strom. Je schwächer er wird, desto schwächer seine negative Schwankung und umgekehrt. Gleichzeitig verschwindet sie mit ihm ebenso, wie die negative Schwankung verschwindet, wenn man von zwei symmetrischen Punkten eines nicht polarisirten Nerven ableitet, und sie nimmt mit der Umkehr des Stromes auch das umgekehrte Vorzeichen an" (l. c. p. 622).

In der That hat Bernstein durch weitere Versuche, bei welchen die Reizung suprapolar, sowie andere, wo in der Continuität des Nerven, von zwei Längsschnittpunkten abgeleitet wurde, über jeden Zweifel festgestellt, dass die elektrotonischen Zuwachsströme sich bei der Erregung markhaltiger Nerven ganz ebenso verhalten, wie der gewöhnliche Demarcationsstrom. Am klarsten ergiebt sich dies bei einer Versuchsordnung, wo die polarisirenden und die Reizelektroden an je einem Ende eines möglichst langen Nerven angebracht sind, während von zwei Punkten der Zwischenstrecke abgeleitet wird. Da in diesem Falle weder die elektrotonischen Veränderungen die Reizstelle, noch auch die Erregung die polarisirte Strecke zu passiren braucht, um den ableitenden Bogen

zu erreichen, so lässt sich der Einfluss der Reizung auf die Elektrotonusströme ganz rein untersuchen. Während Bernstein die beobachteten Erscheinungen aus einer durch die Erregung bedingten Abnahme der Kraft oder Wirksamkeit der angenommenen elektromotorischen Molekeln erklären will, sieht sich Hermann durch die von ihm vertretene Auffassung der galvanischen Erscheinungen im Elektrotonus veranlasst, die beschriebenen Thatsachen dahin zu deuten, dass die negative Erregungswelle während ihres Ablaufes durch den Nerven in ihrer Intensität verändert wird, wenn derselbe polarisirt ist; „und zwar langt sie an einer Nervenstelle um so stärker an, je stärker positiv und je schwächer negativ die letztere polarisirt ist, d. h. sie wächst, wenn sie nach in algebraischem Sinne positiveren, und sie nimmt ab, wenn sie nach negativeren Stellen vorschreitet.“ (Hermann's Satz vom „polarisatorischen Increment“ der Erregung.)

Theoretisches.

Obgleich es zur Zeit noch kaum möglich ist, eine alle Erscheinungen umfassende Theorie der elektrischen Erregung aufzustellen, erscheint es doch zweckmässig, auf Grund der vorliegenden Erfahrungen, die sich auf eine grosse Summe von Einzelbeobachtungen stützen, den Versuch zu wagen, einige allgemeine Gesichtspunkte aufzustellen, von denen aus ein gewisser Ueberblick des ganzen grossen Gebietes ermöglicht wird. Dass es sich zur Zeit dabei nur um eine ganz allgemeine Orientirung handeln kann, erscheint bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens fast selbstverständlich, und man kann vielleicht berechtigter Weise sagen, dass hier wie auf anderen Gebieten der Physiologie die endgültige Erklärung der Thatsachen in weitere Ferne gerückt ist, als es noch vor nicht zu langer Zeit den Anschein hatte. Hatten doch die glänzenden Leistungen Du Bois-Reymond's seiner Zeit die Hoffnung erweckt und bei Vielen vielleicht sogar die Ueberzeugung befestigt, dass durch die mit so grossem Scharfsinn ersonnene und mit so bewundernswerther Consequenz durchgeführte Molekulartheorie ein wirkliches physikalisches Verständniss aller Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit angebahnt sei, obwohl es ja von vornherein klar war, dass chemische Vorgänge dabei eine nicht minder bedeutsame Rolle spielen. Allein so sehr hatte unter dem überwältigenden Eindruck der durch rein physikalische Methoden errungenen Erfolge der Experimentalphysiologie die erstere Anschauung das Uebergewicht erhalten, dass man keinen Anstand nahm, Muskeln und Nerven mit todten, anorganischen Körpern in eine Parallele zu stellen. Dem gegenüber muss es als ein wesentlicher Fortschritt bezeichnet werden, wenn in neuerer Zeit die Mehrzahl der Forscher die chemische Seite der Lebensvorgänge in den Vordergrund stellt oder doch wenigstens als den physikalischen Processen gleichberechtigt anerkennt. Zwar hat schon Du Bois-Reymond später die elektromotorischen Molekeln, aus welchen sich seiner Ansicht zu Folge Nerven und Muskeln aufbauen sollten, als in bestimmter Weise orientirte Herde einer lebhaften chemischen Thätigkeit bezeichnet und Bernstein, auf dessen diesbezügliche Anschauungen wir noch

zurückkommen, folgte ihm hierin; dem ungeachtet aber wurde bei Beurtheilung der Bedeutung dieser hypothetischen Molekularstructur für die Lebensvorgänge und speciell die elektromotorischen Veränderungen bei der Thätigkeit der Nerven und Muskeln das Schwergewicht nicht in die damit verknüpften Aenderungen der chemischen Constitution, sondern in physikalisch verursachte Lageänderungen jener Molekel verlegt. Du Bois-Reymond selbst hat es übrigens niemals versucht, seine Theorie auch zur Erklärung der Erregung selbst und der Fortleitung vom Orte der directen Reizung zu benutzen; er liess es sich vielmehr genügen, die begleitenden galvanischen Erscheinungen daraus herzuleiten, und warnte ausdrücklich davor, die „säulenartige Polarisation" des Nerven, in welcher er das Wesen des Elektrotonus erblickte, „für einerlei halten zu wollen mit dem Bewegung und Empfindung vermittelnden Vorgang" (23 p. 385). Dem ungeachtet hat es nicht an Versuchen gefehlt, in dieser Beziehung über den Begründer der Molekulartheorie weit hinauszugehen, und es ist von grossem Interesse und sehr bezeichnend für die vor noch nicht allzulanger Zeit in der Physiologie vorherrschende, physikalische Betrachtungsweise, die Anschauungen kennen zu lernen, welche in der Folge unter Zugrundelegung der Molekularhypothese über das Wesen insbesondere der elektrischen Erregung geäussert wurden. In Funke's trefflichem Lehrbuch (II. Auflage vom Jahre 1863) finden sich Band I p. 859 folgende sehr charakteristische Ausführungen: „Der erregende elektrische Strom ordnet die Nervenmolekeln zwischen den Elektroden nach dem Schema der Säule dipolar; die an den Grenzen dieser primär vom elektrischen Strome dipolar geordneten Schicht liegenden Molekeln drehen diejenigen zunächst ausserhalb der Elektroden liegenden Molekeln, welche im Sinne des erregenden Stromes verkehrt gerichtet sind; diese wirken ebenso wieder auf die folgenden verkehrten und so fort, bis sämmtliche Molekeln bis zum Nervenende im Sinne der Säule geordnet sind. Es geht also hieraus hervor, dass im Moment der Erregung des Elektrotonus in der Nervenröhre ein analoger Fortpflanzungsvorgang statthat, wie beim Ablauf einer Welle längs eines mit Wasser gefüllten Grabens. In letzterem zeigt uns die Physik eine successiv von der Erregungsstelle der Welle nach dem Ende des Grabens zu mit gewisser Geschwindigkeit fortschreitende Verrückung der einzelnen Flüssigkeitstheilchen, im Nerven finden wir eine von der erregten Stelle successiv nach beiden Enden fortschreitende Lageveränderung der Molekeln, in Folge der elektrischen Fernwirkung jeder Molekel auf ihre Nachbarn. Die Fortpflanzung dieser Molekularbewegung geschieht wie bei der Wasserwelle mit verhältnissmässig geringer, genau gemessener Geschwindigkeit. Ein gewissermaassen der negativen Welle entsprechender mechanischer Fortpflanzungsvorgang findet in der Nervenröhre im Moment der Beendigung des Elektrotonus statt. Sowie der erregende Strom geöffnet wird, kehren zunächst die zwischen den Elektroden befindlichen Molekel vermöge einer unbekannten richtenden Kraft in die peripolare Anordnung zurück; damit verschwindet der richtende Einfluss dieser auf die ausserhalb gelegenen Nachbarn, es kehren auch diese in die peripolare Anordnung zurück, eben dadurch auch die folgenden und so fort bis zum Nervenende. Die Drehung der Molekel beim Schluss des Elektrotonus (Oeffnung des Stromes) ist die entgegengesetzte, wie

die im Beginn stattfindende, die Richtung der Fortpflanzung ist dieselbe, analog den Verhältnissen der positiven und negativen Wasserwelle. Nun haben wir oben gesehen, dass der Beginn und das Ende des Elektrotonus, die Schliessung und Oeffnung des erregenden Stromes, von einer Zuckung des mit dem Nerven verbundenen Muskels begleitet sind, dass also die Muskelzuckung, welche der in den Muskelenden des Nerven ankommende Erregungszustand verursacht, in den beiden Momenten stattfindet, in welchen die successiv fortschreitende Lagenveränderung der Nervenmolekeln die Molekeln jener Muskelenden erreicht. Ferner ist oben erwiesen, dass eine Muskelzuckung jede plötzliche Dichtigkeitsveränderung des erregenden Stromes begleitet; auch hier fällt, wie sich leicht zeigen lässt, die Zuckung, welche den Erregungszustand bekundet, mit einer successiv im Nerven von Molekel zu Molekel bis zum Muskel fortgepflanzten Bewegung derselben zusammen. Es ist nämlich die säulenartige Anordnung im Elektrotonus keine ganz vollständige, d. h. also, die im Sinne der Säule verkehrt gerichteten Molekeln werden nicht ganz um 180°, sondern nur um verschieden grosse Bruchtheile des Halbkreises gedreht. Die Grösse dieser Drehung hängt, ausser von anderen Umständen, hauptsächlich von der Dichtigkeit des erregenden Stromes ab. Vermehren wir also diese Dichtigkeit plötzlich um eine gewisse Grösse, so wird ebenso plötzlich der Reihe nach jede Molekel, jede von der Nachbarin gerichtet, um ein Stück weiter gedreht; umgekehrt dreht sich jede Molekel ein Stück zurück bei momentaner Verminderung der Stromdichte. Diese successiv fortschreitende partielle Drehung der bereits aus der peripolaren Anordnung abgelenkten Molekeln ist ebenso wie die ursprüngliche Drehung im Beginn des Elektrotonus von Muskelzuckung begleitet, während keine Muskelzuckung stattfindet, solange die Molekeln ruhen, gleichviel, ob in peripolarer oder mehr oder weniger dipolarer Anordnung, oder sobald die Drehung der einzelnen Molekeln allmählich in grösseren Zeiträumen erfolgt, wie dies bei allmählicher Vermehrung oder Verminderung der Stromdichte der Fall ist. Je beträchtlicher die von Nachbarin zu Nachbarin mitgetheilte momentane Drehung, desto beträchtlicher die durch den Grad der Muskelzuckung ausgedrückte Grösse des Erregungszustandes."

„Ein anhaltender, scheinbar stetiger Erregungszustand des Nerven wird durch einen in kurzen Zwischenräumen unterbrochenen Strom (entweder durch gleichgerichtete oder abwechselnde entgegengesetzt-gerichtete Schläge) erzeugt; hierbei müssen wir uns vorstellen, dass jedes dieser kurzen Strömchen bei seinem Anfange und Ende von Bewegungen der Nervenmolekeln begleitet ist, dass demnach während des elektrischen Tetanisirens die Nervenmolekeln in schneller Aufeinanderfolge Drehungen in verschiedenem Sinne erleiden. Unter allen diesen Umständen also fallen in dem auf elektrischem Wege gereizten Nerven fortgepflanzte Bewegungen der elektromotorischen Molekeln und Erregungszustand genau zusammen; keines zeigt sich ohne das andere, keines überdauert das andere. Es müssen daher beide im innigsten Zusammenhange stehen, oder beide sind identisch, d. h. der fortgepflanzte Erregungszustand besteht in der fortgepflanzten Bewegung der elektromotorischen Molekeln."

Die Schwierigkeiten, welche einer derartigen schematischen

und einseitigen Anschauungsweise selbst in dem günstigsten Falle der Erregung durch den elektrischen Strom entgegenstehen — es sei nur an die Thatsache der raschen Intensitätsabnahme der elektrotonischen Wirkungen mit der Entfernung von der Reizstelle erinnert —, haben gleichwohl nicht abgeschreckt von dem Versuch, auch die Wirkungsweise anderer Reize nach dem gleichen Princip zu deuten. So meinte Eckhardt den Erfolg der chemischen Reizung des Nerven auf eine fortgepflanzte Stellungsänderung der angenommenen Molekeln beziehen zu dürfen, indem er von der übrigens irrigen Ansicht ausging, dass die nothwendige Bedingung jeder nicht elektrischen Reizung die momentane Tödtung der gereizten Nervenstrecke sei. Die Zerstörung der elektromotorischen Molekeln in der abgetödteten Strecke und somit der Wegfall ihres richtenden Einflusses auf die unversehrt gebliebenen Nachbarn sollte nun diese veranlassen, neue Stellungen einzunehmen und so Ursache einer sich fortpflanzenden Lageänderung aller folgenden Molekeln werden.

Aber auch die vorhin entwickelte einfache Molekulartheorie der elektrischen Erregung erwies sich sofort gänzlich unhaltbar, als der Satz von der ausschliesslich polaren Erregung irritabler Substanzen als ein allgemein gültiges Gesetz anerkannt werden musste. Der insbesondere von Pflüger gelieferte Nachweis, dass im Bereich der beiden Pole eines dem Nerven zugeführten Kettenstromes antagonistische Zustandsänderungen Platz greifen, die sich durch eine im entgegengesetzten Sinne veränderte Erregbarkeit kundgeben, sowie der fernere Nachweis, dass die Erregung bei der Schliessung nur von der einen Elektrode (der Kathode), bei der Oeffnung dagegen nur von der andern (der Anode) ausgeht, lassen sich, wie man leicht sieht, selbst vom Standpunkte der Molekulartheorie aus nicht ohne Weiteres mit der Vorstellung einer völligen Identität der fortschreitenden „säulenartigen" Polarisation und der Erregung vereinen. Denn es ist durchaus nicht einzusehen, weshalb eine Lageveränderung der Molekel bei der Schliessung nur an der Kathode, bei der Oeffnung dagegen nur an der Anode erfolgen sollte; vielmehr würde jeder Punkt der ganzen durchflossenen Strecke in gleicher Weise an der Auslösung des Erregungsvorganges theilnehmen, da doch die nach der Du Bois'schen Elektrotonus-Theorie vorausgesetzten primären Lageänderungen der Molekeln gleichmässig zwischen beiden Polen in der ganzen intrapolaren Strecke stattfinden.

Ohne directe Anlehnung an die Du Bois-Reymond'sche Molekulartheorie hat daher Pflüger (32) mit grossem Scharfsinn eine Anschauung entwickelt und zu begründen versucht, welche zwar ebenfalls an die Vorstellung eines molekularen Aufbaues der Nervensubstanz anknüpft und die Erscheinungen im Wesentlichen unter dem Bilde physikalischer Aenderungen innerhalb des Systemes erläutert, aber sich andererseits mit allen bis dahin bekannten Erfahrungsthatsachen in Uebereinstimmung befindet. Ich werde mich im Folgenden hauptsächlich an die klare und übersichtliche Darstellung halten, welche Funke (Physiol., 4. Aufl., I p. 865 ff.) von der Pflüger'schen Theorie gegeben hat. Pflüger geht von der Vorstellung aus, dass es sich beim Nerven — und man müsste dies wohl auf alle irritablen Substanzen verallgemeinern — um Molekelcombinationen handelt, „welche fortwährend bestrebt sind, in Bewegung zu gerathen, dies

aber nicht können, weil ein Hinderniss, eine Molekularhemmung, vorhanden ist. Da die Molekelcombinationen des Systems ein fortwährendes Bewegungsstreben haben, muss fortwährend eine Kraft vorhanden sein, welche sie antreibt. Da die Molekeln aber in Ruhe bleiben, so muss die Kraft, welche von der Hemmung herrührt, jener gleich und entgegengesetzt sein." (Pflüger, l. c. p. 478.) Im ruhenden Zustand des Nerven halten sich beide, die Molekularspannung und die Molekularhemmung, das Gleichgewicht, wobei die letztere durch bestimmte Kräfte in einer gegebenen Lage erhalten und in dieselbe augenblicklich zurückgeführt werden muss, wenn andere auf sie wirkende Kräfte sie daraus entfernt haben; es muss ferner eine Verschiebung dieser elastischen Molekularhemmung in doppelter entgegengesetzter Richtung möglich sein, und durch die Verschiebung in einer dieser Richtungen müssen die Bedingungen zur Entladung von Spannkräften herbeigeführt werden, und zwar so, dass um so mehr Spannkräfte in lebendige Kraft umgesetzt werden, je weiter die Hemmung in jener einen Richtung verschoben wird, während die Verschiebung in der entgegengesetzten Richtung umgekehrt eine Anhäufung von Spannkräften bedingt.

Durch ein ausserordentlich anschauliches Bild versinnlicht Pflüger den Auslösungsmechanismus in einem beliebigen Nervenquerschnitt. Ein rechtwinklig gebogener Cylinder *A B C* (Fig. 220) trägt in seinem horizontalen Schenkel *A B* einen wasserdichten, in der Richtung der Pfeile *a b* und *c d* verschiebbaren Kolben *D*. Auf der einen Seite drückt gegen diesen Kolben eine gespannte Stahlfeder, welche am Kolben befestigt ist, und sucht ihn mit einer gewissen Kraft in der Richtung *a b* zu verschieben. Auf der anderen Seite drückt gegen den Kolben die in den senkrechten Arm des Cylinders eingegossene Flüssigkeit mit demjenigen hydrostatischen Druck, welcher der Höhe der Flüssigkeitssäule im senkrechten Schenkel *B C* entspricht, und sucht den Kolben in der Richtung *c d* zu verschieben. Der Kolben kommt offenbar in der Stellung zur Ruhe, bei welcher sich die Spannung der Feder und der Druck der Flüssigkeitssäule das Gleichgewicht halten. Hinter dem Kolben befindet sich im waagrechten Schenkel des Cylinders eine Oeffnung, *g*, welche aber nach Pflüger als Schlitz in Form einer Spirale, deren höchster Punkt dem Kolben zunächst liegt, zu denken ist. Vermehren wir nun die Elasticität der Feder, so drückt sie stärker auf den Kolben, schiebt ihn weiter von der Oeffnung *g* weg und schiebt dadurch mittelbar die Flüssigkeit vor sich her, so dass sie im verticalen Schenkel höher steigt, und der hydrostatische Druck wächst. Vermindert sich dagegen die Elasticität der Feder, so verschiebt die Flüssigkeit den Kolben in der entgegengesetzten Richtung *c d*, schiebt ihn mehr oder weniger weit über die Oeffnung *g*

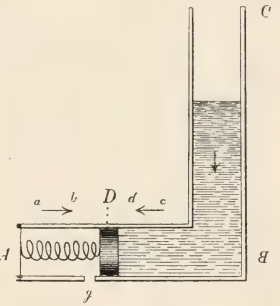


Fig. 220.

hinweg, so dass die Flüssigkeit diese erreicht und beim Ausströmen eine von der Fallhöhe abhängige lebendige Kraft gewinnt. Mit dem Ausströmen mindert sich der hydrostatische Druck so, dass die Kraft der Feder allmählich den Kolben wieder über die Oeffnung verschiebt und das Ausströmen beendigt.

Sehen wir nun, wie dieser schematisirte Mechanismus das Verhalten des lebendigen Nervenquerschnitts in Bezug auf Reizung, Leitung und Erregbarkeit erklärt, und zwar zunächst die Erscheinungen und Gesetze des Elektrotonus. Diese Erklärung ergiebt sich als einfache Consequenz der folgenden, von Pflüger aufgestellten hypothetischen Prämisse. Der elektrische Strom, während er eine Strecke des Nerven durchfliesst, verändert direct die Kräfte der Molekularhemmung und nur diese, während er die Spannkräfte unmittelbar ungeändert lässt. Die vom Strom bewirkte Veränderung der Hemmungskräfte besteht darin, dass er sie im Bereich des Anelektrotonus vermehrt, im Bereich des Katelektrotonus herabsetzt, also die elastische Kraft der Kolbenfeder in allen Cylinderschleussen, welche die anelektrotonisirten Nervenquerschnitte repräsentiren, vermehrt, in allen katelektrotonisirten schwächt. Daraus folgt weiter, dass im Bereich des Anelektrotonus die Hemmungen, d. h. die Kolben *D*, sich in der Richtung des Pfeiles *a b* verschieben, wodurch indirect auch die Spannkraft, d. h. die Höhe der Flüssigkeitssäule in *B C*, wächst, während im Bereich des Katelektrotonus umgekehrt die Kolben sich in der Richtung *c d* verschieben, so dass die Spannkraft indirect abnimmt. Ein positiver Zuwachs der Hemmungskraft inducirt also indirect auch einen positiven Zuwachs der Spannkraft und ebenso umgekehrt ein negativer der einen Kraft einen negativen der anderen. Bei dieser Annahme ist die Herabsetzung der Erregbarkeit auf den anelektrotonisirten Strecken und ihre Erhöhung auf den katelektrotonisirten leicht begreiflich; die grössere elastische Kraft der Hemmungsfedern im Gebiet des Anelektrotonus macht eine grössere Kraft zur Zurückdrängung des Kolbens bis zur Oeffnung der Cylinderschleusse nothwendig, als im Normalzustand, die verringerten Hemmungskräfte im Bereich des Katelektrotonus eine geringere. Schwieriger ist es zu erklären, erstens, wie es kommt, dass bei geringer Stärke des polarisirenden Stromes eine von einem beliebigen Querschnitt aus erzeugte Erregung sich durch katelektrotonisirte sowohl als anelektrotonisirte Strecken in derselben Weise fortpflanzt, wie durch den Nerven im natürlichen Zustand (was freilich thatsächlich im strengen Sinne wohl nicht der Fall ist), so dass also die stärkere Erregung, welche oberhalb eines aufsteigenden Stromes ausgelöst wird, eine stärkere Zuckung als im natürlichen Zustand bedingt, obwohl sie sich durch die anelektrotonisirten Strecken, welche bei directer Reizung einen geringeren Effect geben, fortpflanzen muss. Zweitens gilt es, zu erklären, wie es kommt, dass bei beträchtlichen Stärken des polarisirenden Stromes die anelektrotonisirten Strecken auch die Leitungsfähigkeit verlieren. Auch diese Schwierigkeit überwindet Pflüger. Die Leitung einer von einem beliebigen Querschnitt ausgelösten Erregung kommt dadurch zu Stande, dass die am Ort der Reizung ausgelösten lebendigen Kräfte zur Verschiebung der Molekularhemmung im folgenden Querschnitt, die auf diese Weise im zweiten Querschnitt freigewordenen lebendigen

Kräfte zur Verschiebung der Molekularhemmung im nächstfolgenden Querschnitt u. s. f. verwendet werden. Nun sind die Molekularhemmungen in den anelektrotonisirten Strecken in Folge der vermehrten elastischen Kräfte der Federn schwerer, in den katelektrotonisirten Strecken leichter als im natürlichen Zustand verschiebbar; die Thatsache der unveränderten Leitungsfähigkeit im schwachen Elektrotonus bedeutet demnach, dass in allen leitenden Querschnitten des Nerven die Grösse der Verschiebung der Molekularhemmungen lediglich von der Grösse der am direct gereizten Querschnitt frei werdenden lebendigen Kraft abhängt, dieser an allen Querschnitten proportional ist, gleichviel, ob die Verschiebung der Hemmungen erschwert oder erleichtert ist. Das ist nur möglich, wenn bei der Uebertragung der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt nicht jedesmal die ganze Summe der freigewordenen lebendigen Kräfte aufgezehrt, sondern nur ein so grosser aliquoter Theil derselben auf die Verschiebung der Molekularhemmung verwendet wird, als zur Erreichung der durch die Reizgrösse gebotenen Verschiebungsgrösse nothwendig ist, ein grösserer Theil also im Gebiet des Anelektrotonus, wo die Verschiebung erschwert ist, ein geringerer im Gebiete des Katelektrotonus, wo die Verschiebung erleichtert ist. Pflüger erläutert diese Hypothese durch das Bild eines um eine horizontale Achse drehbaren Rades, dessen Drehung durch den stärkeren oder geringeren Druck einer schleifenden Feder erschwert oder erleichtert werden kann; dieses Rad trägt am peripherischen Ende einer horizontal liegenden Speiche eine seitlich hervorragende horizontale Schaufel, auf welche von oben ein dünner Wasserstrahl herabfällt, und dadurch das Rad nach abwärts dreht, bis die Schaufel aus dem Bereich des Wasserstrahles gedreht ist. Zu dieser gleichbleibenden Grösse der Raddrehung wird ein um so grösserer Theil des herabfallenden Wasserstrahles, also der zu Gebote stehenden lebendigen Kraft, verbraucht werden, je stärker die Feder auf das Rad drückt, je schwerer dasselbe beweglich ist. Die Ursache, dass bei starkem Elektrotonus die anelektrotonisirten Strecken ihr Leitungsvermögen verlieren, erklärt sich bei dieser Annahme so, dass in Folge der übermässigen Steigerung der Hemmungskräfte die ganze Summe der durch den Reiz ausgelösten lebendigen Kräfte nicht mehr ausreicht, die der Reizgrösse entsprechende Grösse der Verschiebung der Molekularhemmungen zu Stande zu bringen, ebenso wie bei übermässigem Druck der Feder gegen das Rad der ganze zu Gebote stehende Wassercylinder nicht mehr ausreicht, die Schaufel mit dem Rade aus seinem Bereiche wegzudrehen.

Das von Pflüger erwiesene Grundgesetz der polaren elektrischen Reizung, wonach das Entstehen des Katelektrotonus die Schliessungszuckung, das Verschwinden des Anelektrotonus die Oeffnungszuckung erzeugt, erklärt Pflüger folgendermaassen aus seiner Theorie. Der entstehende Anelektrotonus verstärkt die Hemmungskräfte, verschiebt daher den Kolben D unseres Schemas in der Richtung des Pfeiles $a\ b$, entfernt ihn von der Schleussenöffnung; selbstverständlich kann dann keine Flüssigkeit aus der Oeffnung g ausströmen, im Gegentheil, das Ausströmen, d. h. die Umsetzung von Spannkräften in lebendige Kraft, ist jetzt noch weniger möglich, als bei der vorhergehenden Ruhelage der Hemmung, es kann also unmöglich Reizung durch den Eintritt des Anelektrotonus bedingt

sein. Umgekehrt verhält es sich im Bereich der Kathode. Der eintretende Katelektrotonus vermindert die Hemmungskräfte, schwächt die elastische Kraft der Kolbenfedern, der Kolben wird durch den das Uebergewicht gewinnenden hydrostatischen Druck in der Richtung des Pfeiles *c d* verschoben, die Oeffnung wird zum Ausströmen von Flüssigkeit freigegeben, mit anderen Worten: es entladen sich Spannkräfte. Werden die mit der Entladung verloren gehenden Spannkräfte nicht ersetzt, so kann die Entladung nur eine momentane sein; denn mit dem Ausströmen von Flüssigkeit wird der hydrostatische Druck in *B C* geringer, die Feder kann also den Kolben *D* wieder über die Oeffnung schieben, daher nur momentane Schliessungszuckung. Werden aber die verloren gehenden Spannkräfte immer wieder ersetzt, so wird die Entladung derselben unterhalten, ebenso wie das Ausströmen von Flüssigkeit unterhalten wird, wenn in den verticalen Schenkel des Cylinders immer soviel Flüssigkeit nachgegossen wird, als eben abfliesst, d. h. es entsteht Schliessungstetanus. Entgegengesetzt gestalten sich die Verhältnisse bei der Oeffnung des Stromes. Im Moment der Oeffnung kehren die vorher gesteigerten Hemmungskräfte im Gebiete des Anelektrotonus auf ihr normales Maass zurück; nothwendiger Weise erhalten daher die Spannkräfte das Uebergewicht und verschieben in ihrem Sinne, d. h. in der Richtung des Pfeiles *c d*, die Hemmungen. Die zurückweichenden Hemmungen werden aber, ebenso wenig wie ein Pendel, zur Ruhe kommen, sobald sie die Gleichgewichtslage, aus welcher der Anelektrotonus sie verdrängt hatte, wieder erreicht haben, sondern werden ein Stückchen über diese Lage hinausgehen, so dass für einen Moment die Oeffnung *g* dem Ausströmen von Flüssigkeit geöffnet wird; so entsteht die Oeffnungszuckung. Dass im Gebiete des Katelektrotonus, wo im Momente der Oeffnung des Stromes die wieder gestärkten Kräfte der Feder die Hemmungen in der Richtung des Pfeiles *a b* verschieben, keine Spannkräfte frei werden, also auch keine Reizung entstehen kann, versteht sich von selbst. Auch die aus den Erscheinungen des Zuckungsgesetzes gefolgerte Annahme, dass die Schliessung eines gegebenen Stromes stärker als die Oeffnung reizt, ergiebt sich als natürliche Folge der Pflüger'schen Auslösungshypothese; denn wenn bei der Schliessung des Stromes die Hemmungen an der Anode um ebensoviel in der Richtung *a b* als an der Kathode in der Richtung *c d* verschoben werden, so können bei der Oeffnung die Hemmungen im Bereich des Anelektrotonus nicht um ebensoviel über die Normallage hinaus in der Richtung *c d* verschoben werden, als die Hemmungen im Bereich des Katelektrotonus bei der Schliessung, können also nicht ebensoviel Spannkräfte entladen werden. Lassen wir eine Reihe kurz dauernder, schnell sich folgender elektrischer Ströme den Nerven treffen, so entsteht die scheinbar continuirliche, tetanische Erregung durch die fortwährend alternirende Entladung von Spannkräften an der Anode und Kathode und wird so lange unterhalten, als der Stoffwechsel im Stande ist, die bei jedem Schlag verloren gehende Spannkraft in der Pause bis zum folgenden Schlag wieder zu ersetzen. So gestaltet sich also die Mechanik des Zuckungsgesetzes ganz einfach nach Pflüger's Hypothese.

Untersuchen wir ferner noch, wie sich die oben beschriebenen Nachwirkungen des constanten Stromes, die sogenannten Modifi-

cationen des Nerven, aus Pflüger's Auslösungshypothese erklären lassen. Wir haben gesehen, dass in der vorher anelektrotonischen Nervenstrecke nach der Oeffnung des Stromes ein Zustand erhöhter Erregbarkeit (positive Modification) eintritt und langsam abklingt. Nach Pflüger erklärt sich dieselbe durch die naheliegende Annahme, dass der constante Strom durch seine Einwirkung die Kräfte der Molekularhemmung schwächt, was darum sehr wahrscheinlich ist, weil nach Pflüger's Hypothese der Strom während seines Bestehens überhaupt nur auf die Hemmungskräfte, aber gar nicht direct auf die Spannkräfte einwirkt. Die nach der Oeffnung geschwächt zurückbleibenden Hemmungskräfte werden offenbar der Umsetzung von Spannkräften in lebendige Kraft weniger Widerstand entgegensetzen, als wenn sie ihre normale Stärke, welche ihnen vor der Schliessung des Stromes eigen war, wieder annähmen, und so erklärt es sich, dass der durch den Strom geschwächte Nerv sich erregbarer, also anscheinend gestärkt zeigt. Die durch den Stoffwechsel allmählich herbeigeführte Restitution der normalen Hemmungskraft erklärt das Abklingen der positiven Modification. Die im Gebiete des Katelektrotonus nach der Oeffnung hervortretende, kurz dauernde negative Modification erklärt sich nach Pflüger aus einem momentanen Mangel an Spannkraft und dieser aus dem Umstand, dass der Katelektrotonus, wie wir oben sahen, fortwährend die Schleusse offen hält, also eine fortwährende Verausgabung von Spannkraft bedingt.

Was schliesslich diejenigen Nachwirkungen des polarisirenden Stromes betrifft, welche sich durch mehr oder weniger anhaltende Entladung von Spannkräften kundgeben, so hat Pflüger gezeigt, dass der Oeffnungstetanus im Gebiete des Anelektrotonus entsteht; es zeigt uns derselbe also an, dass nach der Oeffnung des länger dauernden Stromes innerhalb der vorher anelektrotonisirten Strecken eine anhaltende Entladung von Spannkräften eintritt. Denkt man sich, dass durch die verstärkte Feder der Kolben vorgeschoben wurde und dass durch den Zufluss von Wasser in *A* die Säule so hoch gestiegen sei, dass der Kolben wieder bis zum Schlitz zurückgeschoben ist, so wird sich eine bedeutende Wassermasse in *A* angesammelt haben. Nimmt nun plötzlich die Elasticität der Feder wieder ab, so drängt die Wassersäule den Kolben weit zurück, und es wird längere Zeit eine grössere Wassermenge abfliessen, bis das Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Dieser Vorgang entspricht dem Oeffnungstetanus.

Man sieht, dass die Pflüger'sche Theorie in der That durchaus geeignet ist, die wesentlichsten Erscheinungen der elektrischen Nervenerregung unter dem Bilde eines complicirten mechanischen Schemas zu versinnlichen; eine wirkliche Erklärung ist damit freilich nicht gewonnen. Ich hielt dem ungeachtet eine ausführlichere Darlegung für erforderlich, da diese Theorie in der Folgezeit einen grossen und tiefgehenden Einfluss übte. Während, wie schon erwähnt, Pflüger selbst seine Anschauungen durchaus unabhängig von der Du Bois-Reymond'schen Molekulartheorie entwickelte, suchte später Bernstein eine directe Beziehung zwischen beiden zu vermitteln (28 p. 52). Die „Molekularspannung", d. h. die jedem Molekül innewohnende Spannkraft, die „durch den Process der Ernährung fortdauernd angehäuft wird", identificirt Bernstein mit der elektrischen Spannung der Du Bois-Reymond'schen peripolaren Molekeln, die sich bei der

Erregung abgleicht, womit eine Bewegung der Molekeln verknüpft ist. „Dem Bestreben dieser letzteren, ihre elektrische Spannkraft abzugleichen, wirkt nun eine ihrer Natur nach unbekannte hemmende Kraft entgegen, welche es verhindert, dass im ruhenden Zustande eine Bewegung der Molekeln eintritt" („Molekularhemmung" Pflüger's). Ob es sich dabei um Reibung, elastische Kraft oder Beides handelt, bleibt dahingestellt; jedenfalls aber sind Kräfte im Spiele, „welche die Bestandtheile der Molekeln (d. h. der peripolaren, aus zwei dipolaren zusammengesetzten Molekeln) immer in der natürlichen Lage zu erhalten streben und sie auch nach jeder Aenderung wieder in dieselbe zurückführen". Jeder wie immer geartete Reiz „erschüttert die natürliche Lage der Molekeln", wobei die Molekularhemmung durchbrochen wird und ein Ausgleich elektrischer Spannkraft eintritt. Was speciell die elektrische Erregung betrifft, so glaubte Bernstein die Verstärkung der Molekularhemmung am positiven Pol und die dadurch bedingte geringere Beweglichkeit der Molekeln (verminderte Erregbarkeit) daselbst, sowie umgekehrt die geringere Hemmung und leichtere Beweglichkeit (gesteigerte Erregbarkeit) am negativen Pol auf die Anziehung beziehungsweise Abstossung beziehen zu dürfen, welche von Seite der polarisirenden Elektroden auf die ihnen zunächstliegenden peripolaren Molekeln ausgeübt wird. Die positive Elektrode soll dieselben so zu sagen in ihrer Lage fixiren, da die negativen Zonen dem Pole zugewendet sind, während die Kathode sie durch Abstossung der gleichnamigen Zonen beweglicher macht. So würde sich erklären, weshalb bei der Schliessung des Stromes die Erregung nur von der Kathode ausgeht; denn am positiven Pol werden die Molekeln in ihrer natürlichen Lage festgehalten; „am negativen Pol dagegen wird ihre Hemmung geschwächt, die vorhandene Spannung erhält das Uebergewicht und verursacht eine Erregung." Beim Oeffnen der Kette sinkt dagegen am positiven Pol plötzlich die von ihm bewirkte Hemmung, und die verstärkte Spannkraft der Molekeln führt nun hier zu einer Entladung derselben, die sich als Erregung geltend macht. In ähnlicher Weise lassen sich hiernach auch die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen und andere Erscheinungen deuten.

Der vor vielen Jahren von Du Bois-Reymond ausgesprochene Satz (Untersuchungen II., 1 p. 387), dass galvanische Reizung nichts weiter ist, als die erste Stufe der Elektrolyse des reizbaren Gebildes, dart vielleicht, wiewohl in einem etwas verschiedenen Sinne, auch gegenwärtig noch als die zutreffendste theoretische Definition der physiologischen Wirkungsweise des Stromes gelten. Es ist bemerkenswerth, dass der erwähnte Ausspruch aus einer Zeit stammt, wo das polare Erregungsgesetz noch unbekannt war, durch dessen Nachweis der Blick fast nnwillkürlich wieder in dieselbe Richtung gelenkt werden musste. Ganz direct äussert sich von Bezold in diesem Sinne am Schlusse seiner ausgedehnten Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln. Er erblickt in dem Umstande, „dass der Molekularvorgang der Erregung in so regelmässiger Weise sowohl bei der Schliessung als während des Geschlossenseins und bei der Oeffnung an einem ganz bestimmten Pole unmittelbar entsteht und nicht in der ganzen Ausdehnung der unmittelbar durchflossenen Strecke", einen Hinweis darauf, „die

erregende Wirkung des galvanischen Stromes in den chemischen Einwirkungen zu suchen, welche der Strom in dem von ihm durchflossenen feuchten Leiter hervorruft" (l. c. p. 327). Er erinnert an den Antagonismus der polaren Veränderungen, an die Beobachtung Kühne's, dass eine vom Strom durchflossene Muskelstrecke in der Gegend der Anode eine Gerinnung zeigt, an der Kathode dagegen eine Anätzung erfährt, sowie an die Versuche Jürgensen's über die kathaphorischen Wirkungen des Stromes, und sieht sich auf Grund aller Erwägungen zu dem Schlusse gedrängt, in dem Erregungsvorgang nichts weiter zu erblicken, als eine Wirkung der durch den Strom erzeugten Elektrolyse. „Die elektrische Erregung wäre hiernach nichts Anderes, als eine bestimmte Form der chemischen Reizung, welcher Vorgang ebenso wie der Vorgang der Wasserstoffentwicklung während der Stromschliessung am negativen Pol allein unmittelbar auftritt" (l. c. p. 328). Der insbesondere von Bezold gelieferte Nachweis, dass der Vorgang der Erregung an der Kathode während der ganzen Schliessungsdauer des Stromes ausgelöst wird, steht, wie man leicht sieht, mit dieser Auffassung in voller Uebereinstimmung.

Der grösste Fortschritt in der angedeuteten Richtung wurde aber in der Folge durch die Arbeiten L. Hermann's auf elektrophysiologischem Gebiete angebahnt, welche vor Allem dazu beitrugen, dass der chemischen Seite des Geschehens bei allen hier in Betracht kommenden Lebenserscheinungen mehr Aufmerksamkeit zugewendet wurde, als bisher, und durch die Entschiedenheit, mit welcher darin die Du Bois-Reymond'sche Molekulartheorie bekämpft wird, eines der wesentlichsten Hindernisse beseitigen halfen, welches einer wirklich fruchtbaren Weiterentwicklung der allgemeinen Nerven- und Muskelphysik entgegenstand. Mit dem Gesetz von den ausschliesslich polaren Wirkungen des elektrotonischen Stromes in irritablen Substanzen bildet das von Hermann aufgestellte „Gesetz des Actionsstromes", demzufolge jeder erregte Theil sich negativ gegen einen weniger oder nicht erregten verhält, in der That die Grundlage aller unserer derzeitigen Anschauungen und liefert den Schlüssel zum Verständniss einer ausserordentlich grossen Zahl von Thatsachen. Wie von Hermann, wurde auch von Hering stets betont, dass alle Vorgänge in den erregbaren lebendigen Substanzen in erster Linie als chemische aufzufassen sind, „und das man nicht über den physikalischen Symptomen der Lebensprocesse das eigentlich chemische Wesen derselben vergessen dürfe" (24, p. 59). Von sehr allgemeinen Gesichtspunkten aus und so zu sagen als letzte Consequenz seiner sinnesphysiologischen Anschauungen hat Hering die Grundzüge einer Theorie der Vorgänge in den lebendigen Substanzen und speciell auch der elektrischen Erregung entwickelt, welche, obschon sie bisher kaum Beachtung fand, zur Zeit wohl als der umfassendste Ausdruck aller auf diesem Gebiete bekannten Thatsachen gelten darf, die sie in einfacher und befriedigender Weise unter Zugrundelegung nur weniger fundamentaler Sätze des Stoffwechsels abzuleiten und zu erklären gestattet. Hering geht von der Voraussetzung aus, dass die einen Muskel oder Nerven in der Längsrichtung durchsetzende elektrische Strömung die erregbare Substanz an der physiologischen Anode und Kathode in entgegengesetztem Sinne chemisch verändert oder, wie

man es wohl richtiger ausdrücken würde, an beiden Stellen antagonistische Veränderungen des Chemismus der betreffenden Substanz herbeiführt, indem an allen Punkten, wo der Strom in die unversehrte lebende Substanz eintritt, die assimilatorischen Processe ins Uebergewicht kommen und im Sinne der von Hering gewählten Ausdrucksweise (vergl. p. 71 f.) eine „allonome aufsteigende" Aenderung bewirken, während an der Gesammtheit der Austrittsstellen die Dissimilation (der Zerfall) vorherrscht und zu einer „allonomen absteigenden" Aenderung führt. Nun ist unstreitig jede Erregung im gewöhnlichen Wortsinne charakterisirt durch das Vorherrschen der dissimilatorischen Processe, wobei es zunächst ganz gleichgültig ist, ob dieselbe auf den Ort ihrer Entstehung beschränkt bleibt oder sich von da aus durch Leitung weiter fortpflanzt. Unter allen Umständen wird daher die physiologische Kathode der Sitz einer während der Schliessungsdauer des Stromes anhaltenden Erregung, der Schliessungserregung, sein müssen. Minder geläufig sind die Anschauungen, welche Hering in Anlehnung an gewisse Folgerungen seiner Theorie des Lichtsinnes bezüglich der Vorgänge an der Anode entwickelt. „Wie man sich äussere Reize denken kann, welche die lebende Substanz zu stärkerer Dissimilirung (D) nöthigen, so kann man sich auch solche denken, welche sie zu stärkerer Assimilirung (A) veranlassen. Die stärkere, nicht mehr lediglich „autonome" Assimilirung, welcher jetzt keine gleich starke Dissimilirung das Gleichgewicht hält, bewirkt eine Beschaffenheit der Substanz, welche das Gegentheil der durch die D bewirkten „unterwerthigen" ist und daher von Hering als „überwerthig" bezeichnet wird." „Nach Schluss des (assimilatorisch wirkenden) Reizes befindet sich die Substanz gleichsam in einem übernährten Zustande; ihre Disposition zur A ist jetzt geringer als vorher, und zwar um so mehr, je grösser die Stärke und Dauer des Reizes und dem entsprechend das Ueberwiegen der allonomen A über die autonome D war. Entsprechend grösser ist jetzt ihre Disposition zur D. So entsteht nach Schluss der Reizung ein Ueberwiegen der autonomen D über die autonome A (d. h. eine Erregung im gewöhnlichen Wortsinn), durch welche unter allmählicher Abnahme der Ueberwerthigkeit die Substanz wieder in den mittelwerthigen Zustand zurück gelangt" (l. c. p. 39). Den Einfluss der Anode auf Muskel und Nerv hätten wir nun nach Hering als einen solchen assimilatorisch wirkenden Reiz aufzufassen. „War die lebende Substanz zuvor z. B. im Zustande der Mittelwerthigkeit und also zugleich im autonomen Gleichgewichte zwischen D und A, so wird sie unter der Einwirkung des Stromes an der Eintrittsstelle überwerthig. Nach Schluss der Durchströmung tritt demzufolge an der Eintrittsstelle eine autonome absteigende Aenderung ein, welche um so rascher ist, je überwerthiger die Substanz durch die vorausgegangene aufsteigende Aenderung geworden war; so kann die Eintrittsstelle zum Ausgangspunkt einer abermaligen, sich über die Faser fortpflanzenden Erregung (Oeffnungserregung) werden." „An der Kathode dagegen tritt nach der Oeffnung eine autonome aufsteigende Aenderung ein, wenn die Austrittsstelle nicht etwa durch die vorausgegangene Wirkung des Stromes wesentlich geschädigt wurde oder überhaupt ihre Assimilirungsbedingungen gestört sind.

Da während der Durchströmung an der Austrittsstelle eine rasche

allonome absteigende Aenderung stattfindet, so verhält sich dieselbe negativ zur übrigen Faser, insoweit sich dieselbe nicht in fortgepflanzter „Erregung" befindet, während die Eintrittsstelle in Folge der hier stattfindenden allonomen aufsteigenden Aenderung sich entgegengesetzt verhält. Dies würde also an sich einen dem durchgeleiteten Strom entgegengesetzten Eigenstrom der Faser im Kreise bedingen. Dieser Eigenstrom schwächt den zugeleiteten Strom. Man hat ihn als einen Polarisationsstrom bezeichnet. Er ist jedoch als ein vitaler Gegenstrom und als eine eigentliche Lebenserscheinung streng zu unterscheiden von jenen Polarisationsströmen, welche nicht eigentlich vitale sind, weil sie nicht durch die an den Ein- und Austrittsstellen stattfindende, auf- oder absteigende Aenderung der lebendigen Substanz bedingt werden; denn auch im todten Gewebe, beziehungsweise an den nicht eigentlich erregbaren Theilen der noch lebenden Organe können bei künstlicher Durchströmung Gegenströme entstehen.

Nach der Oeffnung des zugeleiteten fremden Stromes kann, wie wir sahen, unter Voraussetzung normaler Beschaffenheit der lebendigen Substanz an der Eintrittsstelle eine autonome absteigende Aenderung eintreten, daher sich diese Stelle jetzt negativ zur übrigen Faser verhält, insoweit dieselbe nicht auch in fortgeleiteter absteigender Aenderung begriffen ist, während die Austrittsstelle sich in Folge ihrer autonomen aufsteigenden Aenderung positiv zur übrigen Faser verhalten kann. So entsteht ein vitaler Eigenstrom der Faser von derselben Richtung wie der geöffnete fremde Strom. Diesen Eigenstrom könnte man im Gegensatz zu dem soeben besprochenen vitalen Gegenstrom als vitalen Gleichstrom bezeichnen. Er tritt um so sicherer auf, je lebensfähiger die Substanz und je weniger sie durch den fremden Strom in ihren Lebenseigenschaften geschädigt ist, je rascher die durch den Strom gesetzten allonomen Aenderungen nach Oeffnung des Stromes (Nachdauer der Erregung) verschwinden und die entgegengesetzt gerichteten autonomen Aenderungen sich entwickeln. Durch Complication mit etwaigen nicht vitalen, stets dem fremden Strom entgegengesetzt gerichteten Polarisationsströmen kann er mehr oder weniger gestört werden.

In einem markhaltigen Nerven, durch dessen mittleren Theil ein fremder Strom geleitet wird, breiten sich die Eintrittsstellen des Stromes in die erregbare Substanz ebenso wie seine Austrittsstellen weit über die Berührungsstellen der beiden physikalischen Elektroden aus. Soweit diese Eintritts- und Austrittsstellen sich erstrecken, besteht zunächst ein auf Ausbreitung der Stromfäden beruhender, rein physikalischer „An- und Katelektrotonus", wie er sich auch z. B. an einem dürren hohlen Grashalm ohne Indernodien oder an einem Bündel solcher Halme demonstriren lässt, die längere Zeit in destillirtem Wasser oder schwacher Alkohollösung gelegen haben und dann mit einer Salzlösung äusserlich benetzt und innerlich gefüllt worden sind. An dieser weit ausgebreiteten Gesammtheit der Ein- und Austrittsstellen des fremden Stromes in die erregbare Substanz (Axencylinder) des Nerven, d. h. an der eigentlichen physiologischen Anode und Kathode, entwickelt sich nun im Nerven einerseits die aufsteigende, andererseits die absteigende Aenderung, welche das bedingen, was den vitalen Elektrotonus ausmacht. Sowohl die absteigende als die aufsteigende Aenderung kann sich nach Schluss des

fremden Stromes über die durch directe Wirkung dieses Stromes kathodisch (negativ) oder anodisch (positiv) alterirten Strecken hinaus im Nerven fortpflanzen und selbst in sehr entfernten Theilen des Nerven vorübergehende Aenderungen herbeiführen, welche sich auch im elektromotorischen Verhalten der Faser äussern. Nach Wiederöffnung des fremden Stromes tritt ebensowohl an den Eintritts- wie an den Austrittsstellen eine der vorhergegangenen entgegengesetzte Aenderung mit ihren Folgeerscheinungen in der lebendigen Substanz ein, dort eine autonome absteigende, hier eine autonome aufsteigende Aenderung; beide Stellen haben so zu sagen ihre Rolle vertauscht, und die für den vitalen Anelektrotonus charakteristische aufsteigende Aenderung entwickelt sich jetzt an den gewesenen Austrittsstellen, die für den vitalen Katelektrotonus charakteristische absteigende Aenderung an den gewesenen Eintrittsstellen.

„Im marklosen Nerven, wie z. B. im N. olfactorius, und im Muskel, deren reizbare Substanz keine schlechtleitende Hülle hat, wie der markhaltige Nerv, fehlt die für letzteren charakteristische Ausbreitung der Ein- und Austrittsstellen des fremden Stromes. Es fehlen also jene elektrischen Erscheinungen, welche auf diese, zunächst nur durch die Leitungsverhältnisse bedingte Ausbreitung zurückzuführen sind, sowie auch die vitalen localen Folgen dieser Ausbreitung. Jene Erscheinungen aber, welche durch Fortpflanzung der an den Ein- und Austrittsstellen des fremden Stromes bedingten auf- oder absteigenden Aenderungen entstehen, zeigen sich mehr oder minder deutlich auch an der marklosen Nervenfaser und an der Muskelfaser."

„Ist eine Nervenstrecke einige Zeit von einem fremden Strome längs durchflossen worden, und wendet man jetzt den letzteren, so findet er die erregbare Substanz an seiner Austrittsstelle, weil dieselbe zuvor Eintrittsstelle war, absolut oder relativ überwerthig und daher in erhöhter Disposition zur absteigenden Aenderung; dem entsprechend bewirkt der Strom eine raschere absteigende Aenderung, als dies sonst der Fall gewesen sein würde (Volta's Alternative)."

„Die Muskelfaser bietet uns gegenüber der Nervenfaser den grossen Vortheil, dass sich an ihr die durch absteigende Aenderung bedingte Erregung durch eine Gestaltveränderung der bezüglichen Stelle verrathen kann, und dass wir einen fremden Strom durch die natürlichen Enden der Faser aus- und eintreten lassen können. Thun wir letzteres, so sehen wir die bei der Schliessung an der Austrittsstelle erfolgende allonome Aenderung sich zunächst über die Länge der Faser fortpflanzen, nach Ablauf dieser Schliessungszuckung aber nur in der Nähe der Austrittsstelle während der Schliessungsdauer in stetig abnehmender Weise fortbestehen (kathodische Dauercontraction). Unterdess besteht an der Eintrittsstelle die autonome aufsteigende Aenderung, welche hier zu merklicher Ueberwerthigkeit der lebendigen Substanz führen kann, wenn der Strom hinreichende Stärke und Dauer hat. Nach der Oeffnung tritt deshalb hier eine autonome absteigende Aenderung ein, welche bei hinreichender Geschwindigkeit zur Oeffnungszuckung bezw. Oeffnungsdauercontraction in der Nähe der Eintrittsstelle führt. Aber auch wenn diese autonome absteigende Aenderung so schwach ist, dass sie sich nicht durch sichtbare Gestaltveränderung des Muskels verräth, kann sie sich doch noch durch den oben erwähnten vitalen Gleichstrom äussern, welcher nach

der Oeffnung nachweisbar ist, sofern wir das anodische Muskelende z. B. mit der Muskelmitte leitend verbinden."

„An der Austrittsstelle lässt sich nach Oeffnung des fremden Stromes die autonome aufsteigende Aenderung nicht immer nachweisen, weil die autonome Assimilirung der lebendigen Substanz im ausgeschnittenen Muskel eine zu langsam verlaufende und ungenügende ist, wie schon oben betont wurde. Doch verräth sich in günstigen Fällen die autonome aufsteigende Aenderung durch einen nach der Oeffnung auftretenden vitalen Gleichstrom, wenn wir das kathodisch gewesene Muskelende z. B. mit der Muskelmitte leitend verbinden."

„Dass die Muskelfaser, wie auch die Nervenfaser, auf quer hindurchgehende Ströme nicht reagirt, hängt offenbar damit zusammen, dass die lebendige Substanz in querer Richtung kein lebendiges Continuum von derselben Art darstellt, wie in der Längsrichtung, was auch in den optischen Polarisationserscheinungen und den Elasticitätsverhältnissen Ausdruck findet. Das Ausbleiben der Reaction liesse sich vielleicht auch schon daraus erklären, dass die antagonistisch wirkenden Ein- und Austrittsstellen des Stromes in dem querdurchflossenen Structurelemente einander allzu nahe liegen."

„Hat ein stärkerer fremder Strom einen unversehrten Muskel so lange in der Längsrichtung durchflossen, dass die kathodische Dauercontraction bereits wieder verschwunden ist, so tritt nach der Oeffnung die schon erwähnte anodische Dauercontraction ein, welche sich über einen grossen Theil des Muskels erstrecken und lange andauern kann. Schliesst man jetzt den Strom abermals, so wirkt er als ein Hemmungsreiz auf den contrahirten Muskel, und der letztere erschlafft sofort vollständig. Der sonst an der Eintrittsstelle nach der Oeffnung stattfindenden raschen autonomen absteigenden Aenderung wirkt jetzt der anodische Reiz des fremden Stromes, welcher die Substanz aufsteigend zu ändern strebt, entgegen und leitet an ihrer Statt wieder aufsteigende Aenderung ein. An der Austrittsstelle tritt dabei wegen vorausgegangener erschöpfender allonomer absteigender Aenderung nicht nothwendig eine neue Schliessungscontraction ein."

„Ebenso wie sich die Oeffnungsdauercontraction eines Muskels durch abermalige Schliessung des Stromes sofort hemmen lässt, kann man auch eine andere, auf autonomer absteigender Aenderung beruhende Contraction eines Muskels durch anodische Stromeswirkung hemmen. Lässt man durch eine Pinselelektrode, welche mit ihrer Spitze das freigelegte und noch vom Blute durchströmte Herz des Frosches berührt, einen stärkeren Strom in dem Augenblicke eintreten, wo eben eine Systole begonnen hat, während die andere Elektrode z. B. die Kehlhaut berührt, so zeigt sich sofort eine von der Eintrittsstelle ausgehende und sich mehr oder weniger ausbreitende locale Diastole der Herzwand. Die eben begonnene autonome absteigende Aenderung wird hier durch die anodische Wirkung des Stromes sofort in eine allonome aufsteigende verwandelt, und der erschlaffte Theil der Herzwand wölbt sich unter dem Drucke des Blutes hoch empor. Die entgegengesetzte Erscheinung beobachten wir, wenn der Strom durch die Pinselspitze aus dem Herzen austritt. Schliessen wir den Strom mit Beginn der allgemeinen Diastole, so entwickelt sich an der Austrittsstelle sofort eine neue Systole (kathodische Schliessungscontraction)."

„Lassen wir den Strom in der zuletzt angewandten Richtung einige Zeit bestehen und öffnen ihn während einer allgemeinen Diastole, so nimmt in Folge der starken autonomen aufsteigenden Aenderung die Herzwand in der Gegend der Pinselspitze an der folgenden Systole nicht Theil, sondern bleibt diastolisch erschlafft, und der Druck des systolisch gepressten Blutes wölbt die erschlaffte Stelle stark hervor. Dies ist die kathodische Oeffnungshemmung, welche sich also in ganz derselben Weise äussert, wie die vorhin besprochene anodische Schliessungshemmung, und hiernach nicht als blosse Ermüdungserscheinung aufzufassen wäre. Lassen wir dagegen den Strom längere Zeit durch die Pinselspitze in die Herzwand eintreten, so zeigt sich nach Oeffnung des Stromes in der Gegend der Austrittsstelle sofort eine Contraction, welche sogar stärker sein kann, als die natürliche systolische Contraction, was sich äusserlich durch weisslichere Färbung der Herzwand verräth. Dies ist die auf autonomer absteigender Aenderung beruhende anodische Oeffnungscontraction, das Analogon der oben erwähnten kathodischen Schliessungscontraction, welche letztere auf allonomer absteigender Aenderung beruht“ (vergl. oben p. 220 f.).

„Die anodische Oeffnungscontraction und die kathodische Oeffnungserschlaffung sind durchaus analog den successiven Contrasterscheinungen, welche wir an anderen lebendigen Substanzen beobachten, und ebenso wie diese keineswegs auf blosse Ermüdung zurückzuführen.“

Diesen einfachen und klaren Ausführungen gegenüber erscheint ungeachtet ihrer sehr detaillirten Ausarbeitung eine neuerdings (1888) von Bernstein (52) aufgestellte „modificirte“ Molekulartheorie wenig befriedigend, zumal sie von gewissen Annahmen ausgeht, deren Zulässigkeit zum mindesten bezweifelt werden kann. Dies gilt schon von der behaupteten Nothwendigkeit, den lebenden Faserinhalt (bei Muskeln und Nerven) sich als aus Längsreihen von Molekülen zusammengesetzt zu denken, welche, am natürlichen Querschnitt des Muskels (Sehnenende) schlingenartig mit einander verbunden, „in der Flüssigkeit, in der sie sich befinden, polarisirbar seien,“ wobei jedoch wegen des nahen Zusammenhanges in der Längsrichtung die Polarisation immer nur „an der freien Oberfläche“ einer solchen Molekülreihe stattfinden kann. Nur unter dieser Voraussetzung, für welche er eine wesentliche Stütze auch in der bekannten Unerregbarkeit des künstlichen Muskel-Querschnittes gegenüber dem elektrischen Strome erblickt, glaubt Bernstein die Unerregbarkeit der betreffenden Gebilde bei ihrer Querdurchströmung erklären zu können, da nicht einzusehen wäre, wie es zu einer gegenseitigen Annullirung der anodischen und kathodischen Polarisation kommen sollte, wenn nicht die betreffenden Jonen so zu sagen unmittelbar neben einander liegen; es fragt sich aber immerhin, ob es wirklich so unvorstellbar ist, dass beide Polarisationen sich in ihrer Wirkung auf die lebende Substanz schon dann neutralisiren, wenn sie nur an den beiden Grenzflächen einer sichtbaren Fibrille entstehen. Bernstein nimmt weiter an, dass seine Molekülreihen in Bezug auf die räumliche Vertheilung der Polarisation sich ganz ebenso verhalten, wie Hermann's Kernleitermodell beziehungsweise die diesem gleichgestellte, markhaltige Nervenfaser, und bezieht die Erregung beim Schliessen und Oeffnen des Stromes lediglich auf das

Entstehen der negativen und Verschwinden der positiven Jonen an sämmtlichen, im Bereich der Elektrode liegenden Molekülen der lebenden Substanz, eine Auffassung, die an die elektrolytische Theorie v. Bezold's erinnert, welche die elektrische Erregung durch eine chemische Reizung von Seiten der abgeschiedenen Jonen zu erklären bestrebt ist oder doch die Möglichkeit einer solchen Erklärung betont.

Einer derartigen rein chemischen Theorie der elektrischen Reizung bereitet jedoch die Erklärung der Oeffnungserregung, sowie der während der Stromesdauer vorhandenen Erregbarkeitsänderungen unter allen Umständen grosse Schwierigkeiten, und Bernstein sieht sich daher zu weiteren Annahmen hinsichtlich der Natur und des Verhaltens der abgeschiedenen Jonen veranlasst, indem er folgende vier Sätze aufstellt:

1. Das negative Jon an der Kathode (Sauerstoff oder eine sauerstoffreiche Substanz) ist die Ursache der Schliessungserregung.
2. Dasselbe wird durch einen chemischen Process daselbst beständig verzehrt, entsprechend der Menge, in welcher es sich entwickelt.
3. Das positive Jon an der Anode ruft keine Erregung hervor; es wird daselbst nicht verzehrt, sondern angesammelt.
4. Durch die innere Polarisation, insbesondere an der Anode, wird der Strom in dem erregbaren, polarisirbaren Leiter bis auf einen entsprechenden Rest aufgehoben, solange das Polarisationsmaximum nicht erreicht ist.

Der im Bereich der Kathode an den erregbaren Molekülen sich ablagernde aktive Sauerstoff soll nun hier durch seine oxydirende Wirkung eine Spaltung der sehr labilen Moleküle einleiten, bei welcher auch der intramolekulare Sauerstoff in Action tritt und Erregung herbeiführt. Die Veränderungen der Erregbarkeit während der Polarisation führt Bernstein darauf zurück, „dass das mit negativen Jonen (Sauerstoff) beladene Molekül leichter, das mit positiven Jonen beladene dagegen schwerer spaltbar ist als das unveränderte". Speciell findet in der kathodischen Strecke während der ganzen Stromesdauer eine zwar langsame, aber beständige Sauerstoffentwicklung statt und ebenso eine beständige Verzehrung desselben durch die oxydablen Atomgruppen der erregbaren Moleküle. „Bei schwächeren Strömungen ist dieser Vorgang nicht intensiv genug, um auch den intramolekularen Sauerstoff in erheblicher Menge freizumachen und sich als Erregung weithin fortzupflanzen. Aber er ist im Princip gleichbedeutend mit Erregung, da beständig vorhandene Spannkräfte ausgelöst werden. Das Molekül wird aber hierdurch in einen Zustand labileren Gleichgewichtes versetzt, da der sich abscheidende Sauerstoff dessen Bestand in hohem Grade lockert, d. h. die Erregbarkeit desselben steigt; der intramolekulare Sauerstoff kann in diesem Zustande durch jeden Reiz leichter freigemacht werden." Sieht man ab von den ganz speciellen Vorstellungen über die Natur der chemischen Processe an der Kathode und ihre Localisirung an bestimmt geordneten, präformirten „Molekülen", so stimmt, wie man sieht, die Hering'sche Theorie insofern mit der von Bernstein überein, als sie ebenfalls eine dauernde Auslösung von Spannkräften oder, mit anderen Worten und ganz allgemein ausgedrückt, ein Ueberwiegen der Dissimilationsprocesse über die gleichzeitigen Assimilationsvorgänge im ganzen Bereich der Kathode annimmt und damit über den Kreis der vorliegenden Erfahrungen nicht hinausgeht.

Auch hinsichtlich der Vorgänge an der Anode entwickelt Bernstein sehr detaillirte Anschauungen. „Das positive Jon, welches sich daselbst an den Molekülreihen ablagert, hat naturgemäss entgegengesetzte chemische Eigenschaften, als der an der Kathode auftretende aktive Sauerstoff.“ Dass demnach beim Schliessen des Stromes daselbst eine Erregung nicht eintritt, erscheint nach Bernstein sehr plausibel. Mit Rücksicht auf die gleichzeitige Herabsetzung der Erregbarkeit nimmt Bernstein an, „dass das positive Jon in eine molekulare Beziehung zu dem erregbaren Molekül der Faser tritt und dass durch seinen Einfluss der Bestand des Moleküls ein festerer wird“. Man könnte sich etwa denken, „dass das positive Jon sich als oxydabler Bestandtheil an die Atomgruppen des erregbaren Moleküls derart anlagert, dass der intramolekulare Sauerstoff als elektronegativer Bestandtheil darin fester gebunden wird“. Von grossem Interesse ist auch hier wieder die Aehnlichkeit der Auffassung Bernstein's und Hering's hinsichtlich der Ursache der Auslösung der Oeffnungserregung. Nach der oben erwähnten Pflüger'schen Theorie ist der Anelektrotonus ein Zustand, in welchem entsprechend der verstärkten Molekularhemmung eine Ansammlung von Spannkraft stattfindet. Dies würde nun nach Bernstein dahin zu deuten sein, „dass nicht nur eine festere Bindung des intramolekularen Sauerstoffs eintritt, sondern dass auch eine grössere Menge desselben von dem Molekül assimilirt werden kann. Der Anelektrotonus ist somit mit einem Vorgange beständiger Assimilirung verbunden, während im Katelektrotonus der entgegengesetzte Process Platz greift.“ Bei der Oeffnung findet nun plötzlich eine „Depolarisation statt, bei welcher das positive Jon an der Anode verschwindet. Die festere Bindung des intramolekularen Sauerstoffs hört plötzlich daselbst auf, und da das Molekül während der Stromesdauer einen Ueberschuss desselben angesammelt hatte, den es nun nicht zu binden vermag, so wird dieser Antheil frei und verursacht eine Spaltung des Moleküls, welche gleichbedeutend mit Erregung ist.“ Ohne auf die weiteren Details bezüglich der Erklärung des Oeffnungstetanus sowie der Modificationen der Erregbarkeit nach der Oeffnung näher einzugehen, sei nur noch erwähnt, dass die Unwirksamkeit der Querdurchströmung sich nach dieser Theorie dadurch erklärt, „dass das positive Jon jedes erregbare Molekül in demselben Maasse festigt, als das negative Jon es zu lockern strebt; das abgeschiedene negative Jon wird daher auch die oxydablen Atomgruppen des Moleküls nicht angreifen können, und dasselbe bleibt im Ruhezustand bestehen.“ Es dürfte, wie ich glaube, kaum am Platze sein, an dieser Stelle noch näher auf die von Bernstein angestellten, sehr weitgehenden Betrachtungen über die mögliche Constitution der von ihm postulirten Moleküle einzugehen, und sei nur erwähnt, dass er sich dieselben als aus stickstoffhaltigen Kernen bestehend denkt, welche der Länge nach durch Sauerstoffatome verkettet sind, während ihre freie Oberfläche mit kohlenstoffreichen (stickstofffreien) oxydablen Atomgruppen besetzt ist. Diese letzteren sollen sich dem Kern gegenüber selbst wieder wie elektropositive Ladungen verhalten, während der „assimilirte“ verbindende Sauerstoff am künstlichen Querschnitt als elektronegative Ladung des Kerns auftritt (vergl. Fig. 111). Die Molekülreihen sind daher nicht nur in dem früher besprochenen Sinne polarisirbar, „sondern sie sind in ihrem normalen Bestande bereits mit ge-

wissen Jonen beladen, gleichsam als ob sie durch einen von aussen zugeführten Strom polarisirt worden wären". Es wurde schon an anderer Stelle bemerkt, dass Bernstein auf Grund dieser „elektrochemischen Molekulartheorie" alle galvanischen Erscheinungen an Muskeln und Nerven zu erklären bestrebt ist. Es darf aber füglich bezweifelt werden, ob derartige weitgehende und detaillirte Speculationen über Molekularstructur und den Aufbau der lebenden Substanzen besser geeignet sind, einer alle Erscheinungen des vorliegenden Gebietes umfassenden Theorie zur Grundlage zu dienen, als jene einfachen, sich lediglich auf Erfahrungsthatsachen und fundamentale Gesetze des Stoffwechsels stützenden Aufstellungen von Hering, und Mancher wird vielleicht geneigt sein, die Bemerkung, welche Bernstein hinsichtlich der Du Bois-Reymond'schen Molekulartheorie macht, dass dieselbe einen weiteren Ausbau in mechanischer und elektrischer Beziehung nicht gestatte, ohne zu sehr einseitigen Anschauungen über die Constitution der lebenden Materie zu gelangen, schon jetzt auch auf die „elektrochemische Molekulartheorie" zu beziehen.

Ein Wort sei schliesslich noch bemerkt bezüglich der theoretischen Anschauungen, welche bisher über das eigentliche Wesen der Erregungsleitung geäussert worden sind, bei deren Vermittelung, wie zuerst Hermann bemerkte, die elektromotorischen Wirkungen der reizleitenden Gebilde vielleicht in erster Linie betheiligt sind. Erinnert man sich der Thatsache, dass sowohl Muskeln wie Nerven durch den eigenen Demarcationsstrom, sowie durch die Actionsströme eines zweiten Präparats erregt werden können, wenn anders nur die Abgleichungsbedingungen günstig sind, so erscheint es von vornherein nicht ausgeschlossen, dass auch bei der Fortleitung der negativen Reiz- (beziehungsweise Contractions-)Welle die innere Abgleichung des Actionsstromes ganz wesentlich mit betheiligt ist. Betrachten wir mit Hermann (Handb. d. Physiol. I. 1. p. 256 und II. 1. p. 194) die galvanische Wirkung einer erregten Stelle in Bezug auf ihre Nachbarschaft, so besteht dieselbe, wie das beistehende Schema (Fig. 221 *E*) unmittelbar erkennen lässt, in der „Entstehung von Strömchen in ihrer nächsten Umgebung", welche sich innerhalb der indifferenten Umhüllung der elektromotorisch wirksamen Theile abgleichen. Wie in nächster Nähe eines künstlichen Querschnitt, werden auch beiderseits von dem erregten Segment zahlreiche Stromfäden an der nicht erregten Oberfläche austreten und daher eventuell hier Erregung bewirken können, während an der erregten Stelle selbst durch die daselbst eintretenden Stromfäden eine Tendenz zu einer Veränderung im entgegengesetzten Sinne erzeugt wird. Hermann macht noch ausserdem ausdrücklich auf die voraussichtlich grosse Intensität dieser Strömchen aufmerksam, deren Abgleichungslinien ja von mikroskopischer Kleinheit sind, so dass die Widerstände kaum in Betracht kommen. Man sieht, dass auf diese Weise ganz wohl eine fortschreitende Erregungswelle zu Stande kommen könnte.

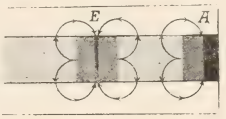


Fig. 221. Schema der Ströme in der Umgebung einer erregten und einer absterbenden Faserstelle. (Nach Hermann.)

Eine leider noch ganz ungelöste Frage, welche an dieser Stelle wohl am besten erörtert wird, bezieht sich auf

Die Einwirkung des Nerven auf den Muskel.

Obschon dem Muskel selbständige Irritabilität ganz ebenso wie dem Nerven und überhaupt dem lebenden Plasma zukommt, so sehen wir doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Erregung quergestreifter und glatter Muskeln indirect vom Nerven aus erfolgen, und es erhebt sich daher naturgemäss die Frage, wie die Uebertragung eigentlich stattfindet, zumal ja der Muskel nicht so ohne Weiteres als mit contractiler Substanz umlagerte Fortsetzung des Nerven angesehen werden kann, obschon von mancher Seite ähnliche Anschauungen in der That geäussert worden sind. Wenn irgendwo, so zeigt sich hier, wie sehr unter Umständen die physiologische Auffassung eines Processes von der jeweiligen Kenntniss der Morphologie des Substrates bedingt und beeinflusst wird. Nicht immer ist in der Physiologie das Bewusstsein von dem innigen Zusammhang zwischen Bau und Function der Theile so lebendig gewesen, wie man es wünschen müsste, und wie es eine wirklich fruchtbringende Weiterentwicklung unserer Kenntnisse durchaus erfordert; vielfach hat man, einer allzu streng physikalischen Richtung huldigend, erst spät die Erfahrung machen müssen, wie wenig förderlich es erscheint, die sicheren Thatsachen histologischer Forschung durch allgemein-theoretische Erwägungen zu ersetzen oder gänzlich zu ignoriren. Zur Zeit hat sich die Ansicht wohl allgemein Bahn gebrochen, dass Histologie und Physiologie nicht als zwei von einander unabhängige Wissensgebiete zu behandeln sind, sondern vielmehr in innigster Wechselbeziehung stehen, sich gegenseitig fördernd und belebend. Ebenso sehr wie mit den Lehren der Physik und Chemie hat die Physiologie daher auch mit den Thatsachen der Histologie zu rechnen. Zum Beweis des Gesagten braucht bloss an die Errungenschaften der neueren Zellenlehre erinnert zu werden, sowie an die Bedeutung, welche in der allgemeinen Muskel- und Nerven-Physiologie und der Secretionslehre die mikroskopischen Untersuchungsmethoden gewonnen haben. Um ein Gebiet nun, auf welchem die grundlegende Bedeutung der anatomischen Erforschung des Baues für die richtige Erkenntniss der Function überhaupt niemals verkannt wurde, handelt es sich bei den motorischen Nervenendigungen, sowie bei den später zu behandelnden elektrischen Organen.

Bekanntlich hat zuerst Doyère 1840 an einem mikroskopisch kleinen Arthropoden, dem viel besprochenen Bärenthierchen (Milnesium tardigradum) beobachtet, dass die zarten Nervenfädchen an die Muskelfasern herantreten und in einer konischen Anschwellung zu endigen scheinen. In der Folge hat sich die Aufmerksamkeit hauptsächlich den motorischen Nervenendigungen in den quergestreiften Skelettmuskelfasern der Wirbelthiere zugewendet, einerseits aus rein technischen Gründen, weil es leichter schien, die derberen markhaltigen Fasern bis ans äusserste Ende zu verfolgen, anderseits aber wohl auch in Hinblick auf die Möglichkeit, der Frage hier auch eher vom physiologischen Standpunkte aus näher treten zu können. Waren doch seit jeher die Froschmuskeln mit ihren Nerven das bevorzugteste, ja man darf sagen das einzige Object, aus dessen Studium alle Erfahrungen der Nerven- und Muskel-Physiologie abgeleitet wurden. Ohne

auf die historische Entwicklung der Frage näher einzugehen, sei hier nur bemerkt, dass es Dank der Untersuchungen zahlreicher Forscher, und vor Allem Kühne's (53), zur Zeit als feststehend betrachtet werden darf, dass jede quergestreifte Muskelfaser eines Wirbelthieres eine oder mehrere distincte Nervenendigungen besitzt, deren Bau in den wesentlichsten Zügen überall derselbe ist. Ist die markhaltige Faser, nachdem sie sich vorher in der Regel mehrfach getheilt hat, schliesslich an eine Muskelfaser herangetreten, so verschmilzt ihre Schwann'sche Scheide mit dem Sarkolemm, während der Axencylinder allein hindurchtritt, um mit der contractilen Substanz in Beziehung zu treten; die Markscheide hört in der Regel schon eine Strecke vor der definitiven Endigung auf. Es ist besonderer Nachdruck auf die früher vielfach bestrittene Thatsache des Durchtritts des Axencylinders zu legen, da unter gewissen Voraussetzungen über die Art der Reizübertragung das Sarkolemm durchaus kein absolutes Hinderniss darbieten würde. Kaum jemals bleibt nun der Axencylinder ungetheilt, sondern

Fig. 222. Stangengeweih aus dem M. gastrocnemius des Frosches. (Nach Kühne.)

stets erfolgt eine mehr oder weniger reichliche geweihartige Verzweigung (Kühne's „Endgeweih"), welche „hypolemmal" gelegen nach zwei verschiedenen Typen erfolgt, deren einen die Amphibien (Fig. 222), den andern die Reptilien, Vögel und Säugethiere darbieten. Ersterenfalls handelt es sich um ziemlich gerade, parallel der Muskelfaseraxe verlaufende, rundliche oder platte Endzweige, welche sich dicht unter dem Sarkolemm eine Strecke weit verbreiten und stets ganz distinct mit einer stumpfen Spitze endigen; im Verlaufe erkennt man hier und da länglich-ovale Kerne, welche von Kühne seiner Zeit als „Endknospen" bezeichnet wurden. Im Gegensatze zu diesen „Stangengeweihen" zeigen die Aeste der „Plattengeweihe" der übrigen Wirbelthiere einen gekrümmten und vielfach geschlängelten Verlauf oder bilden plattenartig gelappte Ausbreitungen innerhalb eines beschränkten, rundlichen oder ovalen „Innervationsfeldes", das nur in seltenen Fällen die Muskelfaser ganz umgreift (Fig. 223—225). Charakteristisch für diese „Endplatten" ist der Umstand, dass sich an ihrer Stelle fast immer eine mehr oder weniger mächtige Anhäufung einer feinkörnigen, von Kernen durchsetzten Substanz (Sarkoplasma) befindet, innerhalb deren die Verzweigungen des Axencylinders eingebettet liegen („Plattensohle" Kühne's) (Fig. 224). Bei den „Stangengeweihen" ist diese

„Granulosa“ in der Regel kaum merklich, während sie bei den „Plattengeweihen“ oft mächtig entwickelt erscheint und im Profilbild als eine hügelige Hervorwölbung, entsprechend dem Doyer'schen Nervenhügel der Insectenmuskeln, kenntlich wird (Fig. 225).

Ein in mehrfacher Beziehung abweichendes Verhalten bieten die motorischen Nervenendigungen bei den Fischen dar. Neben solchen,

a *b* *c*

Fig. 223. Plattengeweihe aus Muskelfasern des Kaninchens (*a*), des Meerschweinchens (*c*) und der Ratte (*b*) [Goldpräparate]. (Nach Kühne.)

Fig. 224.

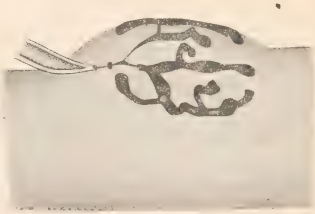


Fig. 225.

Fig. 224. Plattengeweih, frisch in 0,6 % Kochsalzlösung, von Lacerta agilis; Plattensohle mit Kernen. (Nach Kühne.)

Fig. 225. Plattengeweih aus einer Muskelfaser der Maus. Nervenhügel im Profil. (Nach Kühne.)

welche durchaus den „Endplatten“ höherer Wirbelthiere entsprechen (Myxine, Raja vergl. Retzius (53), finden sich zum Theil bei denselben Species auch viel einfachere Formen, indem der Axencylinder nach Verlust der Markscheide sich kaum oder nur wenig verzweigt, und der Muskelfaser einfach der Länge nach anliegt, wobei sich im Verlauf stets mehr oder weniger grosse knotige Varikositäten („Endscheiben“ Retzius) bemerkbar machen. Auch bei gewissen Amphibien und den höheren Wirbelthieren finden sich alle Uebergänge zwischen den

einfachsten Formen der Endigung bis zu den complicirtesten „Stangen"- und „Plattengeweihen". Es ist dabei bemerkenswerth, dass unter Umständen ein gewisser Typus der Nervenendigung bei einem und demselben Thier auf ganz bestimmte Muskeln oder Muskelgruppen beschränkt erscheint. So finden sich in den Augenmuskeln des Frosches in überwiegender Menge Nervenendigungen, welche vielmehr an die einfacheren Typen bei niederen Amphibien (Proteus) und Fischen erinnern (Retzius l. c.). Noch viel auffallender erscheint in dieser Beziehung der Gegensatz zwischen Augen und Stammesmuskeln bei Säugethieren (vergl. Retzius l. c. p. 48). Während sich bei jenen stets charakteristische „Endplatten" finden, zeigen diese Nervenendverzweigungen, die von dem gewöhnlichen Typus jener sehr abweichen und wieder sehr an die bei niederen Thieren vorkommenden Formen erinnern. Die in der Längsrichtung der Muskelfasern langgestreckten Endäste sind nur wenig verzweigt und mit einer wechselnden Zahl von „Endscheiben" versehen. Von grossem Interesse sind auch die von Retzius (l. c. p. 48) an demselben Object beobachteten „einfachsten Formen der Endverzweigungen", deren Vorkommen ich durchaus bestätigen kann, und welche aus einem unverästelten marklosen Seitenzweig einer markhaltigen Nervenfaser bestehen, „an dem nur eine einzige Endscheibe vorhanden ist". In andern Fällen läuft der Zweig ohne Verästelung weiter und trägt zwei, drei oder mehr Endscheiben, welche unter Umständen eine beträchtliche Grösse erreichen. Alle möglichen Uebergänge führen von diesen einfachsten Formen zu sehr complicirten Verzweigungen des Axencylinders. Wie immer sich aber auch im Einzelnen das Verhalten der motorischen Nervenendigungen gestalten möge, niemals lässt sich weder mit Hülfe der Goldmethode noch der Methylenblaufärbung ein „intravaginales Nervennetz" im Sinne Gerlach's (53) nachweisen; stets ist die Berührung zwischen Nerv- und Muskelsubstanz eine vollkommen distincte, auf die nächste Umgebung der Eintrittsstelle beschränkte. Wie man leicht sieht, ist gerade dieser Punkt für jede physiologische Theorie von ausschlaggebender Bedeutung, denn offenbar würden unsere Anschauungen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel sich ganz wesentlich verschieden gestalten, wenn es als bewiesen gelten dürfte, dass im Sinne Gerlach's „überall da, wo contractile Substanz sich findet, auch die Gegenwart nervöser Elementartheile vorausgesetzt und überhaupt das Ziehen einer scharfen Grenze zwischen Nerv- und Muskelgewebe als nicht zulässig betrachtet wird". Viel eher als die Befunde bei Wirbelthiermuskeln, wo die Gerlach'sche Auffassung zweifellos durch eine irrthümliche Deutung gewisser Goldbilder veranlasst war, liessen sich in demselben Sinne Bilder verwerthen, welche mittels der Methylenblaufärbung an gewissen Arthropodenmuskeln hervortreten. Beim Krebs gelingt es ausserordentlich leicht, die Nerven der Rumpf- und Schwanzmuskeln in einer Vollständigkeit und Schärfe zu färben, dass man wohl mit Bestimmtheit annehmen darf, in gelungenen Fällen die Verzweigungen der Axencylinder bis in ihre feinsten Enden zur Darstellung gebracht zu haben. Unter diesen Umständen bieten nun insbesondere die breiten, bandförmigen Muskeln, welche an der ventralen Fläche des Thorax verlaufen, sowie die oberflächlichen Schichten der Schwanzmuskeln einen geradezu erstaunlichen Reichthum an Nerven dar. Jedes kleinste Stückchen von der Oberfläche eines solchen gutgefärbten Muskels erscheint unter dem Mikroskop

wie übersponnen und durchsetzt von einem mehr oder weniger dichten Geflecht feinster, blauer, durch reichliche variköse Anschwellungen ausgezeichneter Axencylinder, die, hervorgegangen aus der Verzweigung grösserer, meist mehrere, durch verschiedene Dicke und Farbenintensität ausgezeichnete Axencylinder enthaltender Stämmchen, das betreffende Muskelbündel seiner ganzen Dicke nach durchziehen. Ehrlich, welcher diese Verhältnisse zuerst beobachtete, ist daher der Meinung, dass es sich hier in der That um „intramusculäre Plexus“ (dem „intravaginalen Nervennetz“ Gerlach's entsprechend) handelt, und dass ein principieller Unterschied besteht zwischen der Endigungsweise der Nerven in den eben erwähnten Muskeln und andererseits in jenen der Extremitäten, wo seinen Angaben zu Folge „die Nerven isolirt verlaufen und Oberflächenverzweigungen bilden, welche durch Methylenblau nur ganz ausnahmsweise gefärbt werden“. In der That lässt sich nicht leugnen, dass beträchtliche Verschiedenheiten bestehen. Will man nicht annehmen, dass die Methylenblaufärbung der Nerven in den Scheerenmuskeln des Krebses in allen Fällen nur eine höchst unvollständige bleibt — und es liegt nach meinen Erfahrungen durchaus kein Grund zu einer derartigen Annahme vor —, so lässt jede auch nur flüchtige Vergleichung von zwei demselben Thiere entnommenen und in ganz gleicher Weise behandelten Präparaten der Rumpf- und Scheerenmuskeln den auffallenden Unterschied des Reichthums an Nervenendverzweigungen hervortreten, der sich einerseits dadurch äussert, dass die terminalen Zweige auch das ganze Innere eines aus zahlreichen grösseren und kleineren, durch Sarkoglia getrennten Gruppen von quergestreiften Fibrillen bestehenden Muskelbündels durchsetzen, andererseits aber auch durch eine ganz unverhältnissmässig reichere Verzweigung jedes einzelnen Axencylinders. Dem gegenüber gleichen die motorischen Endigungen in den Scheerenmuskeln (sowie überhaupt den Extremitätenmuskeln) vielmehr jenen, welche bei den niedersten Wirbelthieren vielfach vorgefunden werden. In mehrfacher Beziehung erscheint insbesondere der Modus der Verzweigung und Endigung der Nerven in dem Oeffnungsmuskel der Krebsscheere von Interesse. Es wurde schon früher erwähnt, dass die Axencylinder, deren stets zwei verschieden dicke in einer gemeinsamen Bindegewebsscheide verlaufen, sich wiederholt dichotomisch auf das Reichste verzweigen, und zwar so, dass bis zu den letzten Endigungen bei jeder neuen Gabelung des Nervenstämmchens immer beide Axencylinder an einer und derselben Stelle sich theilen (vergl. Fig. 150). Innerhalb der gröberen Verästelungen erscheint die schmale Faser gewöhnlich zugleich auch dunkler blau gefärbt, während in den feinsten Endästchen ein derartiger Unterschied nicht mehr merklich ist. Dieselben enthalten innerhalb einer sehr dünnen Scheide zwei gleich dicke, zarte und meist stark variköse Fasern, welche die Verlaufsrichtung der Muskelfasern kreuzen und von Stelle zu Stelle die eigentlich terminalen Zweige abgeben; auch diese sind stets paarig und enden, wie es scheint, frei innerhalb des Sarkoplasmamantels der betreffenden Muskelfaser. Nur selten zeigen diese letzten Endästchen noch eine spärliche Verzweigung. Niemals aber kommt es weder hier noch an den Extremitätenmuskeln überhaupt zur Entwicklung eines so reichen Nervengeäders, wie bei den Rumpfmuskeln. Einem ganz ähnlichen Verhalten der Muskelnervenendigungen begegnet man auch bei Insecten, und liefern insbe-

sondere die Thoraxmuskeln grösserer Heuschreckenarten bei Anwendung derselben Methode überaus schöne und klare Bilder, welche indessen durch den Reichthum der Nervenverzweigungen oft an die Rumpfmuskeln der Crustaceen erinnern. Wo sich jedoch gut entwickelte Doyer'sche Hügel finden, da bleibt auch regelmässig die Verzweigung des eintretenden Axencylinders ähnlich wie bei den Endplatten der Wirbelthiere eine local sehr beschränkte. So sah ich bei Hydrophilus den Axencylinder in der Substanz des Hügels sich meist in zwei nach entgegengesetzten Richtungen ausstrahlende knotige Endzweige theilen, welche eine kurze Strecke weit parallel der Längsaxe der Muskelfaser verlaufen, um dann scheinbar frei zu enden. In andern Fällen senden dieselben noch einige kurze Seitenzweige aus, deren Vorhandensein bisweilen nur durch ganz isolirte dunkelblaue Tröpfchen angedeutet scheint. Sehr oft erscheint endlich (wohl in Folge der grossen Zersetzlichkeit der an sich äusserst zarten, nackten Axencylinder) die Nervenendigung überhaupt nur als eine im Hügel befindliche Anhäufung grösserer und kleinerer, nicht mehr zusammenhängender blauer Tröpfchen, deren eigentliche Bedeutung sich nur durch Vergleichung mit andern Stellen desselben Präparates ergiebt. Aehnliche Befunde theilte neuerdings noch Rina Monti (53) von verschiedenen Insecten mit.

Fig. 226. Nervenendigung in einer Muskelfaser von Hydrophilus piceus.

(Nach A. Foettinger.)

Sehr abweichende Anschauungen über das Verhalten der motorischen Nervenendigungen bei Insecten sind von Foettinger (53) geäussert worden, denen zu Folge ein principieller Unterschied zwischen Wirbelthieren und Insecten bestehen würde. Bei den von ihm untersuchten Käfern (Chrysomela coerulea, Lina tremula, Hydrophilus piceus, Passalus glaberrimus) fanden sich in der Regel mehrere und oft zahlreiche Nervenendigungen an einer und derselben Primitivfaser, welche, wie sich auch an gehärteten Präparaten constatiren lässt, häufig (immer?) den Ausgangspunkt von Contractionswellen bilden. Nach Behandlung mit Osmiumsäure und Alkohol lassen sich in der Profilansicht eines Doyer'schen Hügels bisweilen zarte Fibrillen oder Fädchen erkennen, welche von der Ansatzstelle der zutretenden Nervenfaser ausgehen und nach den Zwischenscheiben hinziehen (Fig. 226). Handelt es sich hier wirklich um eine Ausstrahlung des Axencylinders, so würde damit eine directe Continuität zwischen bestimmten Schichten der quergestreiften Muskelfaser und dem Nerven und damit eine Vermuthung bewiesen sein, welche Engelmann (54) schon vor

längerer Zeit äusserte, indem er die isotrope Grundsubstanz des Muskels als eine „wenn auch etwas modificirte Fortsetzung des Axencylinders der motorischen Nervenfaser" betrachtet und als „nervöse" von der „contractilen" unterscheidet. Meine eigenen, mit Hilfe der Methylenblaufärbung gewonnenen Erfahrungen sprechen freilich sehr wenig zu Gunsten einer derartigen nahen Beziehung zwischen den letzten Enden des eintretenden Axencylinders und den Zwischenscheiben, obschon ich auch neuerdings wieder meine Aufmerksamkeit gerade speciell auf diesen Punkt gerichtet habe. Bei Crustaceen (Krebs) und mehreren Heuschreckenarten (Locusta und Acridium) konnte ich mich selbst an den, wie ich meine, gelungensten Präparaten niemals von einem derartigen Verhalten überzeugen. Immerhin bleiben ausgedehntere Untersuchungen dringend erforderlich.

Es liegt natürlich nahe, die auffallende Verschiedenheit der Muskelnervenendigungen bei verschiedenen Thieren, sowie bei verschiedenen Muskeln einer und derselben Species mit functionellen Unterschieden der betreffenden Muskeln in Beziehung zu setzen und beispielsweise beim Krebs die Trägheit der Scheeren, sowie die Flinkheit der Schwanzmuskeln zu betonen. Indessen reicht die Zahl der bisher vorliegenden Erfahrungen bei Weitem nicht aus, um weitergehende Folgerungen in dieser Richtung zu gestatten. Ebensowenig darf es als bewiesen gelten, dass die besonders beim Oeffnungsmuskel der Krebsscheere so sehr charakteristische, morphologische Verschiedenheit der beiden bis zum Ende zusammen verlaufenden Axencylinder wirklich der hier nachgewiesenen doppelten Innervation von Seite eines motorischen und eines Hemmungsnerven entspricht, obschon eine solche Vermuthung gewiss nicht unbegründet erscheint.

Bezüglich der motorischen Nervenendigungen an einkernigen quergestreiften und glatten Muskelzellen der Wirbellosen und Wirbelthiere sind unsere derzeitigen Kenntnisse noch sehr unvollkommen. Als sicherstehend darf vor Allem das Fehlen charakteristischer Endplatten am Herzmuskel auch der höheren Wirbelthiere betrachtet werden, und scheint der Verlauf und die Endigung der feinsten marklosen Nervenzweige hier allgemein in der Weise zu erfolgen, dass dieselben, sich vielfach dichotomisch theilend, die Muskelbündel umspinnen, schliesslich zwischen dieselben eindringen und mit feinsten varikösen Endästchen an den einzelnen Zellen endigen (Retzius). Aehnlich scheint es sich auch hinsichtlich der Endigungsweise der Nerven in glattmuskeligen Theilen zu verhalten, wobei vielfach die Aehnlichkeit mit gewissen sehr einfachen Formen der Nervenendigungen in quergestreiften Muskeln niederer Wirbelthiere und Wirbelloser auffällt.

Wenn wirklich, was schon Du Bois-Reymond seiner Zeit aussprach, in der Lehre von der Muskel-Innervation die Hauptaufgabe der Histologie zufällt, so erscheint es durchaus geboten, die Gesammtheit aller bisherigen Erfahrungen über die Morphologie der motorischen Nervenendigungen bei Wirbelthieren und Wirbellosen zu berücksichtigen, um zu einer richtigen Würdigung der bisher geäusserten theoretischen Anschauungen zu gelangen. Ich habe es daher auch versucht, im Vorhergehenden eine möglichst gedrängte Uebersicht der einschlägigen Forschungsresultate zu geben. Ausgehend von der in mancher Beziehung in der That auffallenden, entwicklungsgeschichtlich übrigens durchaus begreiflichen, anatomischen Aehnlichkeit der motorischen

„Endplatten" an den quergestreiften Stammesmuskeln der höheren Wirbelthiere mit der Nervenendigung in den später zu beschreibenden „elektrischen Platten" des elektrischen Organs von Torpedo, hat zuerst W. Krause (55) und wenig später Kühne (56) die Ansicht ausgesprochen, es möchte die Wirkung des Nerven auf den Muskel darauf beruhen, dass dèr letztere von jenem unter Vermittlung der Endplatte einen elektrischen Schlag erhält und dadurch zur Contraction veranlasst wird. Man hätte sich demgemäss vorzustellen, dass durch die vom Nerven aus zugeleitete Erregung in den Endplatten ein kurzdauernder elektrischer Spannungsunterschied, wie in den elektrischen Platten, erzeugt wird. „Die eine Fläche der Nervenendplatte, gleichgiltig zunächst welche, würde zeitweise positiv, die andere negativ. Der dadurch bewirkte elektrische Schlag erregte die von ihm in hinlänglicher Dichte betroffene contractile Substanz", woran sich unmittelbar die Zuckung schliesst. „Tetanus entstände durch eine mehr oder minder dicht gedrängte Reihe solcher Schläge." Diese Anschauung (die sogen. Entladungshypothese nach Du Bois-Reymond) hat sich auch in der Folgezeit erhalten und unter Anderem zu der Vermuthung geführt, dass auch die von Matteucci entdeckte secundäre Zuckung von Muskel zu Nerv nicht sowohl von einer Elektricitätsentwicklung von Seite des ersteren, sondern von Entladungen an den intramusculären Nerven, bezw. den Endplatten herrühre. Hatte doch schon Bequerel, freilich ohne Kenntniss jener histologischen Verhältnisse, die secundäre Zuckung Matteucci's mit der physiologischen Wirkung des Schlages der Zitterfische in eine directe Parallele gestellt und demgemäss auf eine elektrische Entladung in dem Muskel bezogen (vergl. Du Bois-Reymond 23 p. 15). Durch Kühne ist jedoch neuerdings der Annahme, dass es sich dabei um Entladungen von Seite der Endplatten handelt, jeglicher Boden entzogen worden. Denn weder zeichnet sich die Gegend der Nerveneintrittsstelle, deren Umgebung besonders reich an Endorganen ist, durch eine grössere secundäre Wirksamkeit aus, als andere nervenarme oder davon gänzlich freie Muskelstrecken, noch auch ist es Kühne in Weiterverfolgung eines von Du Bois-Reymond herrührenden Versuchsplanes gelungen, von Muskeln, deren Erregbarkeit durch verschiedene Mittel mit möglichster Schonung der intramusculären Nerven vernichtet wurde, secundäre Zuckung zu erhalten (Kühne 2 p. 42). Damit ist allerdings noch keineswegs auch die oben erwähnte „Entladungshypothese" widerlegt, die sich ja zunächst nur auf das Verhältniss zwischen motorischer Endplatte und der zugehörigen Muskelfaser bezieht, und es erscheint daher eine eingehendere Erörterung derselben durchaus geboten. Du Bois-Reymond hat eine solche in seiner bekannten Abhandlung „Experimentalkritik der Entladungshypothese" (57) mit aller wünschenswerthen Genauigkeit gegeben. Stellt man sich vor, dass jede Endplatte nach Art der elektrischen Platte bei der Erregung an ihrer Rücken- und Sohlenfläche entgegengesetzte Spannungen entwickelt, so lassen sich unter der Voraussetzung, dass die beiden Flächen der Platte isoelektrische Flächen sind, die daraus resultirenden Stromcurven nach Du Bois-Reymond in der Weise des beistehenden Schemas (Fig. 227 *a*, *b*) darstellen. Man sieht sofort, dass nicht nur die der Platte entsprechende, sondern eventuell auch umliegende Muskelfasern in gleicher Weise gereizt werden müssten, was aber nachweislich unter normalen Verhält-

nissen nicht der Fall ist. Uebrigens durchsetzen die Stromfäden gerade die nächstbetheiligten Fasern senkrecht zu deren Längsaxe, also in unwirksamer Richtung. Es lassen sich gewisse künstliche und daher von vornherein unwahrscheinliche Voraussetzungen machen, unter welchen an der Platte eine derartige Vertheilung der Spannungen zu Stande kommt, „dass die dadurch gesetzte Strömung in der zugehörigen Faser merklich dichter ist, als in den Nachbarfasern", indessen

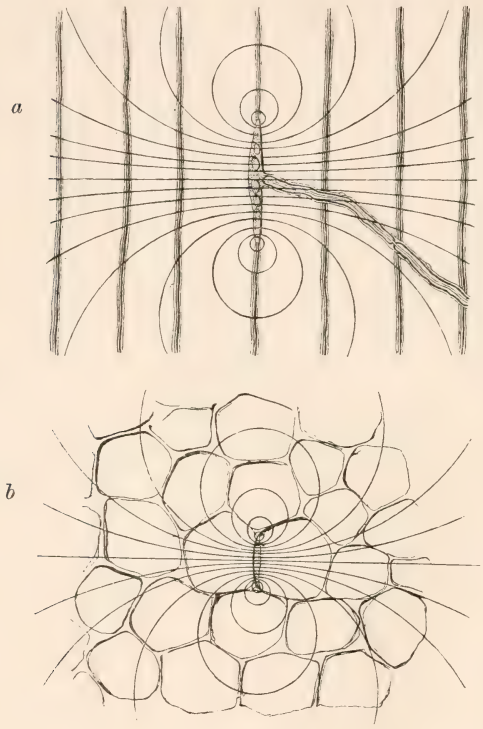


Fig. 227.

wird man um so weniger geneigt sein, dieselben anzunehmen, als damit gerade die Analogie mit der elektrischen Platte wegfällt. So könnte man sich u. A. denken, dass bei der Erregung Spannungsdifferenzen nur an der Sohlenfläche der Endplatte entstehen (Fig. 228), die dann „im Augenblick der Entladung eine Mosaik positiver und negativer Punkte" bilden würde, „zwischen denen gleichsam nur Molekularströmchen kreisten, die schon in einer Entfernung gleich der geringsten Dicke der Platte von unmerklicher Dichte wären". Nimmt man hinzu, dass die Thatsachen der vergleichenden Histologie der moto-

rischen Nerven-Endigungen in directestem Widerspruch mit der Entladungshypothese stehen, da das Vorkommen wirklich typischer Endplatten auf die Muskeln der höheren Wirbelthiere, einiger Fische und Insecten beschränkt zu sein scheint, so wird man kaum geneigt sein, dieselbe in ihrer ursprünglichen Form aufrecht erhalten zu wollen. Du Bois-Reymond hat daher eine „modificirte Entladungshypothese" aufgestellt, die freilich ebensowenig annehmbar erscheint, wie jene erste, da die Voraussetzungen, auf denen sie beruht, zur Zeit ebenfalls als nicht zutreffend gelten müssen. „Gefordert wird dabei ein bestimmtes anatomisches Verhalten, das zugleich die Unwirksamkeit des Vorganges für benachbarte Muskelfasern erklären würde und in einer leichten, hakenförmigen Umbiegung des äussersten Endes

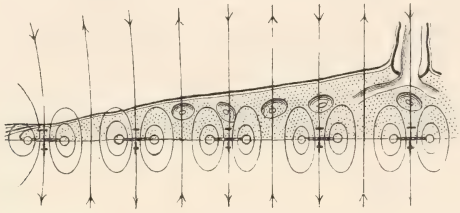


Fig. 228.

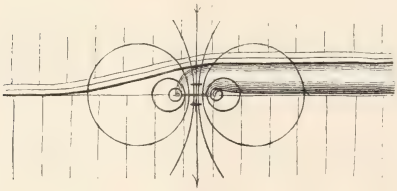


Fig. 229.

jeder hypolemmalen Nervenfaser zur Mantelfläche des contractilen Cylinders mit der Richtung nach dessen Axe hin bestehen sollte." (Du Bois-Reymond l. c. p. 555.) Der Endfläche jedes hypolemmalen Nervenhakens legt nun Du Bois-Reymond die Eigenschaften eines künstlichen Querschnittes und daher vor Allem negative Spannung im Vergleich zum „natürlichen Längsschnitt" der Endfaser bei (Fig. 229). Die negative Schwankung dieses präexistirenden Stromes sollte nun den Reiz für die direct berührte Muskel-Substanz bilden, wobei noch ausserdem vorausgesetzt werden muss, dass dieselbe, was nach allen vorliegenden Erfahrungen an sich im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, für einen so schwachen Reiz wie die negative Schwankung des Nervenstromes hinreichende Empfindlichkeit besitzt. Kühne (11 p. 90 ff.) hat zahlreiche und auf das Mannigfaltigste variirte Versuche angestellt, um womöglich experimentelle Anhaltspunkte für die modificirte Entladungshypothese oder eine ihr ähnliche zu gewinnen, doch blieben dieselben ohne Erfolg. Das, was Du Bois-Reymond von einer einzigen Primitivfaser verlangt, lässt sich

nicht einmal erzielen, wenn ein starker, viele 100 Fasern enthaltender Froschnerv einem Muskel in günstigster Anordnung angelegt und dann erregt wird, und ebensowenig gelingt die gewünschte künstliche Uebertragung der Erregung von Nerv auf Muskel, wenn man sich nach Kühne's Vorgang des elektromotorisch noch viel kräftiger wirkenden marklosen Hechtolfactorius bedient.

Gestützt auf ausserordentlich umfassende und eingehende Untersuchungen über die Morphologie der motorischen Nerven-Endigung bei Wirbelthieren, hat Kühne selbst später den Versuch gemacht, die Muskel-Innervation auf elektrische Vorgänge im erregten Nerven zurückzuführen, der jedoch den erweiterten Kenntnissen namentlich betreffs der Endigungsweise motorischer Nerven bei wirbellosen Thieren ebenso wenig Stand halten dürfte, wie alle früheren, dasselbe Ziel verfolgenden Versuche. Kühne hat sich bemüht, die zwei Haupttypen der hypolemmalen Endigungen bei Wirbelthieren als Platten (bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren und Fischen) und Terminalfasern (Stangengeweihe bei Amphibien) durch Vergleichung möglichst vieler Einzelfälle gewissermaassen auf ihr einfachstes Schema zurückzuführen, um womöglich „zur Erkenntniss des Allen Gemeinsamen oder zu der äussersten den Charakter der Endigung bewahrenden Reduction zu gelangen."

Bei Salamandra, wo die motorische Nervenendigung bloss „aus markfreien und kernlosen, direct und ohne jedes Zwischenglied zwischen Sarkolemm und contractiles Gewebe gebetteten Endfasern bestehen", bot sich als einfachste Form die nebenstehende dar , worin der stärkere Balken den letzten epilemmalen, markführenden Nerven, die vier winklig abgehenden die intramusculären, der Muskelfaserung meist annähernd parallelen Endfasern darstellen. Häufig kommen auch asymmetrische Geweihe der beistehenden Form vor , , dagegen niemals die einfache Form. Dem gegenüber zeichnen sich die „Plattengeweihe" der höheren Wirbelthiere hauptsächlich durch die buchtigen, mit kurzen Läppchen oder Buckeln besetzten Ränder der Aeste aus. Bei genauerem Zusehen lässt sich jedoch auch hier wieder jene für die Stangengeweihe charakteristische, unsymmetrische Abzweigung der Endästchen „mit Knicken, nach Art des Bajonetts" („niemals in Gestalt der Stimmgabel"), constatiren, wobei „noch eine andere auf dieselbe Bedeutung zurückzuführende Einrichtung hinzukommt, bestehend in bogenförmig gegen einander und in sich zurückrankender Krümmung der Aeste, deren seitliche oder endständige Prominenzen so nahe zusammenrücken, dass sie nur sehr schmale Muskelbrücken zwischen sich fassen". „Alle Uebergänge dieser Faserung von der einfachsten, welche in einer einzigen um die Fläche gebogenen, mit Buckeln versehenen Schleife zu bestehen scheint, bis zur mehr circumscripten und labyrinthischen Platte in Hügeln von kreisförmiger, elliptischer und oblonger Basis, kommen vor. Das einfachste Schema würde also hier mit , das entwickeltere mit dieser Figur zu bezeichnen sein". Aus dem geschilderten Verhalten des Endfasern leitet nun Kühne eine Eigenthümlichkeit im Ablauf der in sie gelangenden Reizwellen her, „welche von Bedeutung für

die Muskelerregung sein wird", indem „in den nirgends fehlenden gleichgerichteten Parallelfasern keine Wellen ohne Phasendifferenz neben einander fortschreiten". „In Erwägung des von Bernstein gefundenen ausserordentlichen steilen, fast senkrechten Abfalles der elektrischen Schwankungswelle im Nerven müssen die Entfernungsdifferenzen der durch parallelen Verlauf zusammengehörigen Endfasern von der nächsten Wurzel auch gross genug erscheinen, um beträchtliche Spannungsdifferenzen zwischen je zwei durch Senkrechte zu verbindenden Punkten zu ermöglichen." „Zwischen diesen Punkten, denen vollends entgegengesetzte Vorzeichen zuzuschreiben sind, wenn die Schwankungswelle im Sinne Bernstein's den Nervenstrom umkehrt, liegt aber Muskelsubstanz, durch welche der Ausgleich der Spannungen geschehen muss." Kühne stellt sich also vor, dass zwischen gegenüberliegenden Punkten der Endverzweigungen des eintretenden Nerven in Folge der Phasendifferenz der Reizwelle ein Strom sich abgleicht, durch welchen die zwischenliegende Muskelsubstanz gereizt wird. Auch gegen diese Hypothese lassen sich nicht nur von rein theoretischen Gesichtspunkten aus begründete Einwände erheben (Du Bois-Reymond 58 und Bernstein 59), sondern es sprechen gegen dieselbe, wie schon erwähnt, vor Allem die anatomischen Thatsachen, insbesondere das Verhalten der motorischen Nervenendigungen bei wirbellosen Thieren.

Fasst man Alles im Vorstehenden über die verschiedenen „Entladungshypothesen" Mitgetheilte zusammen, so erscheint deren Berechtigung überhaupt in hohem Grade fraglich, und man wird Bernstein zustimmen müssen, wenn er (l. c. p. 337) jede Vorstellung, wonach der Muskel durch einen von den Nervenenden nach aussen sich ergiessenden elektrischen Schlag gereizt wird, für ausserordentlich unwahrscheinlich hält. Ganz abgesehen von den schon geltend gemachten Gründen sprechen gegen jede derartige Annahme auch sehr entschieden die zeitlichen Verhältnisse der Muskel-Erregung. Es handelt sich dabei um die Frage, ob es einer messbaren Zeit bedarf, um den Erregungsvorgang vom Nervenende auf den Muskel zu übertragen. Schon Yeo und Cash hatten bemerkt, dass das Stadium der Latenz bei indirecter Reizung des M. gastrocnemius in nächster Nähe der Nerven-Eintrittsstelle erheblich grösser ist, als bei directer Reizung des Muskels, und Bernstein (59) hat dieselbe Erscheinung später zum Gegenstand einer genaueren Untersuchung gemacht.

„Die beträchtliche Grösse des gefundenen Zeitunterschiedes (im Mittel 0,0032 bis 0,0049 Secunde) lässt darauf schliessen, dass derselbe nicht etwa nur auf die Fortpflanzung der Erregung im Nerven bis zum Eintritt in die Muskelfasern zu beziehen ist, sondern, dass der Erregungsprocess sich in dem Endorgan der Nervenfaser längere Zeit aufhält, als in einer gleichen Strecke derselben." Durch Subtraction der Leitungszeit im Nerven von dem gefundenen Zeitintervall beider Zuckungscurven erhält man die muthmaassliche „Erregungszeit der Nervenendorgane". Nimmt man mit Rücksicht auf den Bau des M. gastrocnemius den Mittelpunkt der ganzen Muskellänge als mittlere Eintrittsstelle der Nerven an, und rechnet man die Geschwindigkeit der Nervenleitung zu 27 M. p. Sec., so berechnet sich aus Bernstein's Versuchen die Erregungszeit der motorischen Endorgane im Mittel zu 0,0032 = $^1/_{312}$ Sec. Auch aus dem Latenzstadium der negativen

Schwankung bei indirecter Muskelreizung lässt sich, wie Bernstein gezeigt hat, derselbe Zeitwerth berechnen. Man darf annehmen, dass bei der natürlichen Erregung vom Nervenende aus ebenso wie bei dem künstlich elektrisch gereizten Muskel an der Reizstelle selbst die negative Schwankung im Momente der Reizung, also ohne merkliche Latenz beginnt. Zieht man daher die Zeit der Nervenleitung von dem bei indirecter Muskelreizung beobachteten Latenzstadium der negativen Schwankung ab, so muss sich wieder die Erregungszeit der Nervenendorgane ergeben. In gleichem Sinne würden auch gewisse Beobachtungen von Tigerstedt zu deuten sein, denen zu Folge bei directer Reizung nicht curarisirter Muskeln bisweilen schon bei nicht maximaler Reizstärke maximale Zuckungen mit auffallend längerem Latenzstadium auftreten, als sonst bei maximaler Reizung. Ebenso zeichnen sich auch Zuckungen mittlerer und minimaler Höhe bei nicht curarisirten Muskeln durch eine längere Latenzdauer aus, als wie gleich grosse Zuckungen curarisirter Muskeln.

Die Berechtigung der Folgerungen Bernstein's wurde später von Hoisholt (60) auf Grund von Versuchen bestritten, welche unter Kühne's Leitung angestellt worden waren; derselbe beobachtete zwar ebenfalls (am Sartorius und Gracilis) ein viel kürzeres Latenzstadium bei Reizung der nervenreichen Muskelsubstanz in der Nähe des Hilus als bei Erregung des daselbst eintretenden Nervenstammes, fand aber andererseits bei directer Reizung der nervenfreien Endabschnitte der genannten Muskeln nicht allein eine gleichlange, sondern vielfach sogar eine längere Latenzdauer als bei indirecter Reizung vom Nerven aus. Hoisholt glaubt diese Thatsache durch eine Summation von Reizen auf den Muskel und die intramusculären Nerven erklären zu können, gegen welche Annahme sich in der Folge Boruttau (60) wendete, der auf Grund seiner Untersuchungen wieder zu der ursprünglichen Auffassung gelangte, indem er bei Anwendung supramaximaler Reize die Bernstein'sche Zeitdifferenz auch am parallelfaserigen Muskel bestätigt fand, wenn einmal indirect und dann vom nervenfreien Ende aus gereizt wurde. Stets war das Latenzstadium letzterenfalls kleiner. Doch machte L. Asher (60) hiergegen den Einwand geltend, dass sich der supramaximale Reiz kaum in genügender Weise auf das nervenfreie Ende des Muskels beschränken lässt. Auf Veranlassung Kühne's benutzte Asher eine neue Versuchsanordnung, wobei ein nervenfreies und ein nervenhaltiges Muskelstückchen des Sartorius für sich getrennt zucken und unter absolut gleichen Bedingungen je eine Curve schreiben sollten. Bei gelungenen Versuchen, deren Zahl bei der Kürze der verwendeten, parallel neben einander aufgehängten Muskelstückchen und der dadurch bedingten Schwierigkeit der Untersuchung nicht allzu gross war, deckten sich beide Curven im Anfangspunkte völlig, besassen daher dieselbe Latenzzeit. Dem ungeachtet bleibt die grössere Latenz bei Reizung vom Nervenstamm aus als noch zu erklärende Thatsache bestehen. Sollte sich bei weiteren Untersuchungen doch noch die Auffassung Bernstein's als richtig herausstellen, so würde eine „Entladungshypothese" überhaupt nur unter der Voraussetzung möglich sein, „dass, nachdem die Reizwelle das Endorgan erreicht hat, in diesem der elektrische Schlag sich Anfangs langsam entwickele und erst nach etwa $^1/_{300}$" diejenige Steigerung erfährt, durch welche die Muskelreizung bewirkt wird".

Seitdem es durch Kühne als zweifellos sichergestellt betrachtet werden darf, dass die letzte Ausbreitung des Axencylinders an quergestreiften, mit Sarkolemm umhüllten Muskelfasern hypolemmal gelegen ist, erscheint übrigens eine Entladungshypothese in dem ursprünglichen Sinne keineswegs mehr als eine nothwendige Voraussetzung zur Erklärung der Innervation, vielmehr ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass es sich dabei um eine directe Uebertragung der molekularen, dem Erregungsvorgang zu Grunde liegenden Processe von Nerv auf Muskel handelt, in ähnlicher Weise, wie sich ja auch in beiden Gewebselementen die Fortpflanzung der Erregung von Querschnitt zu Querschnitt vollzieht. Dass dabei im Sinne der früher besprochenen Anschauungen Hermann's galvanische Vorgänge wesentlich mit betheiligt sein können, ist natürlich keineswegs ausgeschlossen, sondern sogar sehr wahrscheinlich. Einen Einwand hiergegen wird man schwerlich in dem Umstande erblicken können, dass eine wirkliche Continuität der Substanz von Nerv und Muskel bisher nicht nachgewiesen ist, so dass eine Leitung der Erregung „per contiguitatem" angenommen werden müsste. Indessen haben sich gerade in letzter Zeit die Angaben sehr gemehrt, wonach auch centrale Nerven-Endigungen die Uebertragung der Erregung lediglich durch Berührung vermitteln würden.

LITERATUR.

1. **L. Frédéricq**, Du Bois Arch. 1880. p. 65.
2. **W. Kühne** und **J. Steiner**, Untersuchungen des physiol. Instituts der Universität Heidelberg. III. p. 149.
3. **W. Biedermann**, W. S.-B. XCIII. III. Abth. p.
4. **S. Fuchs**, W. S.-B. 1894. CIII. III. Abth. p. 207 ff.
5. **F. Gotch** und **V. Horsley**, Philos. Transact. Vol. 182 (1891) B. p. 267—526.
6. **Du Bois-Reymond**, Gesammelte Abhandlungen. II. p. 196.
   M. Mendelssohn, Du Bois Arch. 1885. p. 381.
7. **J. Steiner**, Du Bois Arch. 1876. p. 382 und 1883. Suppl. p. 178.
8. **M. Schiff**, Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie. 1858/59. p. 69.
9. **W. Kühne**, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg. IV. Bd. 1881.
   Th. W. Engelmann, P. A. 15. Bd. 1877. p. 138.
10. **H. Head**, P. A. 40. Bd. p. 207.
11. **E. Hering**, W. S.-B. LXXXV. III. Abth. p. 237. 1882.
    W. Kühne, Untersuch. des physiol. Instit. der Univers. Heidelberg. III. 1879.
    P. Grützner, P. A. 32. Bd. p. 357.
12. **C. Eckhardt**, Zeitschrift für rat. Med. (2). I. p. 303. 1851.
13. **Ph. Knoll**, W. S.-B. LXXXV. 1882.
    O. Langendorff, Mittheilungen aus dem Königsberger physiolog. Laboratorium. 1878. p. 54.
14. **P. Grützner**, P. A. 28. Bd. p. 130.
15. **E. v. Fleischl**, W. S.-B. LXXXVIII. III. Abth. 1883.
16. **Ludmilla Nemerowsky**, Ueber das Phänomen der Lücke. Inaug.-Diss. Bern 1883.
17. **Engelmann**, P. A. 4. Bd. 1871.
18. **E. Hering**, W. S.-B. LXXXIX. III. Abth. p. 137.
19. **Hermann**, Handbuch der Physiologie. II. 1. p. 120.

20. **Boruttau**, P. A. 58. Bd. 1894. p. 29.
21. **E. Steinach**, P. A. 55. Bd. p. 516. Anm.
22. **P. Grützner**, { P. A. 17. Bd. 1878. p. 215. / P. A. 25. Bd. 1881.
23. **Du Bois-Reymond**, Untersuchungen. II. p. 473.
24. **E. Hering**, Zur Theorie der Vorgänge in der lebenden Substanz. „Lotos". IX. Prag 1888.
25. **S. Fuchs**, P. A. 59. Bd. 1895. p. 468 ff.
26. **Bernstein**, Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Nerven- und Muskelsysteme. 1871.
27. **Hermann**, P. A. 18. Bd. p. 584 und 24. Bd. p. 246 ff.
28. **Bernstein**, P. A. 8. Bd.
29. **G. v. Uexküll**, Zeitschrift für Biologie. 1894. p. 184 ff.
30. **E. du Bois-Reymond**, Du Bois Arch. 1867. p. 257.
31. **Helmholtz**, Monatsberichte der Berliner Academie. 1854. p. 329.
32. **Pflüger**, Elektrotonus. p. 442.
33. **Wundt**, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven und Nervencentren. 1871. I.
34. **Grünhagen**, P. A. 4. Bd. 1871. p. 547.
35. { **Tschirjew**, Du Bois Arch. 1879. p. 525. / **Hermann**, P. A. 21. Bd. 1880. p. 443. / **V. v. Baranowsky** und **Garré**, P. A. 21. Bd. 1880. p. 449.
36. **Hermann**, P. A.
37. **v. Uexküll**, Zeitschrift für Biologie. N. F. X. p. 550.
38. **Biedermann**, W. S.-B. XCVII. III. Abth. 1888. p. 84 ff.
39. { **Matteucci**, Compt. rend. LVI. p. 760. LXV. 1867. LXVI. 1868. p. 580. / **M. Schiff**, Zeitschrift für Biologie. VIII. p. 91. 1872. / **L. Hermann**, P. A. V, VI, VII.
40. **Hermann**, P. A. V. 1871. p. 229 und VI. Bd. p. 348. Anm.
41. **Grünhagen**, { Zeitschrift für rat. Med. (3). 31. 1868. 33 und 36. 1869. / Die elektromotor. Eigenschaften lebender Gewebe. Berlin 1873. / P. A. 8. Bd. 1873. p. 419.
42. **Grünhagen**, Funke's Lehrbuch der Physiologie. 6. Aufl. 1876. I. p. 498.
43. **Du Bois-Reymond**, Monatsberichte der Berliner Acad. 1883. XVI. p. 343.
44. **A. Fick**, Centralblatt für die med. Wiss. 1867. p. 436.
45. **L. Hermann**, Untersuchungen zur Physiol. der Muskeln und Nerven. 3. Heft. p. 71. Berlin 1868.
46. — —, P. A. 33. Bd. 1884. p. 135.
47. **Matteucci**, Compt. rend. 1867. p. 65.
48. { **Grützner**, P. A. 28. und 32. Bd. / **Tigerstedt**, Arbeiten aus dem physiol. Labor zu Stockholm. II. Heft.
49. **Hoorweg**, P. A. LIII. und LIV. Bd.
50. **Bernstein**, Du Bois Arch. 1866. p. 596 ff.
51. **L. Hermann**, P. A. VI. Bd. p. 560 und VII. Bd. p. 323.
52. **Bernstein**, { Untersuchungen aus dem physiolog. Institut zu Halle. I. Heft. 1888. / Lehrbuch der Physiologie. 1894.
53. { **W. Kühne**, { Ueber die peripheren Endorgane der motor. Nerven. Leipzig 1862. / Zeitschrift für Biologie. 19 und 23. 1887. / **Retzius**, Biologische Untersuchungen. N. F. III. / **J. Gerlach**, Das Verhältniss der Nerven zu den willkürlichen Muskeln der Wirbelthiere. Leipzig 1874. / **Ehrlich**, Deutsche med. Wochenschrift. 1886. Nr. 4. / **W. Biedermann**, W. S.-B. XCVI. III. Abth. 1887. / **Foettinger**, Onderz. Phys. Lab. Utrecht. Deel V. Afl. 3. VI. / **Rina Monti**, Rendiconti del R. Instituto Lombardo. 1891. Ser. 2. Vol. 25.

54. **Engelmann**, P. A. 11. Bd. 1874. p. 463.
55. **W. Krause**, Zeitschrift für rat. Med. (3). XVIII. p. 152. 1868.
56. **W. Kühne**, Arch. für patholog. Anatomie. 29. Bd. p. 446. 1864.
57. **Du Bois-Reymond**, { Monatsberichte der Berliner Academie. 1874. p. 519. / Gesammelte Abhandlungen. II. p. 698.
58. **Du Bois-Reymond**, C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal (Gymnotus electr.). 1881. p. 417.
59. **Bernstein**, Du Bois Arch. 1882. p. 329 ff.
60. { **Hoisholt**, Journ. of Physiol. Bd. 6. p. 1. / **Boruttau**, Du Bois Arch. 1892. p. 454. / **L. Asher**, Zeitschrift für Biologie. Bd. 31. N. F. 13.

K. Die elektrischen Fische.

I. Bau und Structur der elektrischen Organe.

Seit den ältesten Zeiten sind die wunderbaren physiologischen Wirkungen gewisser Fische, insbesondere der im Mittelmeer häufigen Torpedineen und des den Nil und andere afrikanische Flüsse bevölkernden elektrischen Welses (Malopterurus electricus) bekannt und zum Theil gefürchtet. Und in der That musste eine selbst nur flüchtige und oberflächliche Bekanntschaft mit irgend einem Repräsentanten dieser kleinen und so eigenthümlich specialisirten Gruppe von Fischen alsbald ihre Fähigkeit verrathen, bei der Berührung Wirkungen zu entfalten, deren Aehnlichkeit mit den Erfolgen elektrischer Entladungen zuerst Adanson (1751) hervorhob, nachdem bereits viel früher Francesco Redi (1666) in einer meisterhaften anatomischen Untersuchung des Zitterrochen (Torpedo) wahrscheinlich gemacht hatte, dass die räthselhafte Kraft der elektrischen Fische an besondere Organe geknüpft ist, welche er hier symmetrisch zu beiden Seiten des Kopfes gelegen fand und ihrer Gestalt wegen als „sichelförmige Körper oder — was sie vielleicht sein mögen — Muskeln" beschrieb. Mir schien es damals, sagt Redi bei Erzählung seiner Versuche, „als ob die schmerzerregende Wirkung des Zitterrochen mehr als in irgend einem anderen Theile in diesen beiden sichelförmigen Körpern oder Muskeln ihren Sitz habe". Erst von dieser Zeit an datirt eine wirklich wissenschaftliche Behandlung der hier vorliegenden Probleme. Bis dahin hatte man sich Jahrhunderte lang begnügt, die so auffallenden und unangenehmen Empfindungen zu erörtern, welche mit dem unvorsichtigen Berühren elektrischer Fische verknüpft sind und auch in der Benennung derselben ihren Ausdruck finden. Sowohl die lateinische Bezeichnung „Torpedo" wie die französische „Torpille", die italienische „Tremola", die altgriechische „Narke" für die Zitterrochen, die arabische „Raâd" oder „Raâsch" für den Zitterwels und die spanische „Templador" für den südamerikanischen Zitteraal weisen auf die betäubende und erschütternde Wirkung des Schlages elektrischer Fische hin, ohne dass damit über die eigentliche Ursache derselben irgend etwas ausgesagt wurde.

Die vorahnende Bezeichnung der elektrischen Organe von Torpedo als „Muskeln" von Seite Redi's führte zunächst zur

Aufstellung einer rein mechanischen Theorie ihrer Wirkungen, welche sich am klarsten bei Borelli (1685) ausgesprochen findet. Er nahm an, jene Organe zögen sich mehrere Male schnell hinter einander zusammen und gäben so dem berührenden Gliede eine Reihe von heftigen Stössen, die einen Krampf zur Folge hätten, gleich dem, der von einem Stoss an dem Ellenbogen herrührte. Diese Theorie fand allgemeinen Beifall, die hervorragendsten Naturforscher, Reaumur, Linné und Haller schlossen sich ihr an und man kann sagen, dass sie um das Jahr 1750 zur alleinigen Herrschaft gelangt war und als die einzig mögliche und auch vollständig ausreichende Erklärung allgemein angesehen wurde. Bald nach der Entdeckung der Leydener Flasche (1745) lernte, wie schon erwähnt, Michel Adanson (1751), ein am Senegal reisender französischer Botaniker, hier die viel kräftigeren Wirkungen des Zitterwelses kennen, dessen Schläge ihm, wie vorher schon Gravesande (Du Bois-Reymond 4, e p. 127), sofort durch ihre Aehnlichkeit mit Flaschenentladungen auffielen, mit denen sie auch insoferne übereinstimmten, als es möglich war, dieselben durch lange Drähte zu übertragen. Aehnliches berichteten holländische Naturforscher aus Surinam von Gymnotus, über welchen die ersten Nachrichten im Jahre 1672 nach Europa gelangten. Es wurde festgestellt, dass der Schlag durch eine Kette von mehreren Personen hindurchging und wie der elektrische Strom nur durch Leiter, nicht aber durch Isolatoren übertragen werden kann. (Williamson 1773.) Dasselbe hatte Walsh schon ein Jahr zuvor zu La Rochelle an Torpedo festgestellt und damit die elektrische Natur des Zitterfischschlages zum ersten Male sicher bewiesen (Du Bois-Reymond 4, e p. 418). Er zeigte gleichzeitig, dass im Momente des Schlages Rücken und Bauch des Fisches sich elektrisch different verhalten und betrachtet demgemäss die „sichelförmigen Muskeln" Redi's als elektrische Vorrichtungen, die nach dem Willen des Thieres in Thätigkeit gesetzt werden können. An einem 1775 aus Guayana nach London gelangten Zitteraal (Gymnotus) sah Walsh in einem Stanniolspalt, der sich im Kreise der Entladung befand, auch Funken überspringen, und konnte diesen Versuch Mitgliedern der Royal Society 10—12 mal nacheinander zeigen (3 p. 158). Seit dieser Zeit war die Aufmerksamkeit der Forscher auf diesem Gebiete hauptsächlich darauf gerichtet, die vollkommene Identität des Fischschlages mit dem elektrischen Strome über jeden Zweifel sicherzustellen. Cavendish (1776), dessen Untersuchungen über Torpedo einen so wesentlichen Fortschritt bedeuten, dass, wie Du Bois-Reymond bemerkt, erst Faraday wieder denselben Standpunkt einnahm, versuchte die Wirkungen des Schlages durch gewöhnliche Elektricität nachzuahmen, indem er an einem ledernen, mit Seewasser getränkten Modell des Fisches die den Polflächen der Organe entsprechenden Stellen mit Zinnfolie überzog und durch isolirte Drähte mit einer Leydener Batterie verband. Er gelangte dabei zuerst zu im Wesentlichen richtigen Anschauungen über die Vertheilung der Spannungen (Stromcurven) ausserhalb des Fisches im umgebenden Wasser und wies nach, wie die in das Wasser getauchte Hand, auch ohne den Fisch zu berühren, von dem elektrischen Schlage getroffen werden musste, und zwar um so fühlbarer, je näher dem Fisch. Hierher gehört auch die Angabe van der Lotts (4, e p. 128) (1762), dass man einen Schlag durch die Luftblasen erhalten kann, welche der Zitter-

aal beim Luftholen aufwirft, sowie die später von C. Sachs zufällig erneuerte Beobachtung, dass der Wasserstrahl aus dem Spundloch eines Zitteraale enthaltenden Fasses den Schlag zuleitet.

Es ist selbstverständlich, dass die Entdeckung der galvanischen Elektricität und der daran sich knüpfende, folgenschwere Streit zwischen Galvani und Volta für die Auffassung der Wirkungen der elektrischen Fische, als der grossartigsten Manifestation thierischer Elektricität, nicht ohne Folgen bleiben konnte, und, wie so häufig in der Physiologie, sieht man auch hier die theoretischen Anschauungen über den Mechanismus der elektrischen Organe sich aufs Engste den herrschenden physikalischen Theorien anschliessen. Volta selbst verfehlte denn auch nicht, auf Analogien zwischen der von ihm entdeckten Säule und dem in der That auch aus prismatischen Säulchen aufgebauten Organen von Torpedo hinzuweisen (Collezione dell' Opere ec. Firenze 1816, t. II p. II p. 99), indem er sogar für die Säule den Namen eines künstlichen elektrischen Organes vorschlug. Der Durchführung einer solchen Theorie, der zu Folge die Elektricität sich durch Berührung dreier ungleichartiger Stoffe entwickeln sollte, stellten sich freilich damals grosse Schwierigkeiten entgegen, vor Allem die beständige Wirksamkeit der Säule, während die Thätigkeit der elektrischen Organe sichtlich der Willkür des Thieres unterworfen ist. Man suchte dieselbe theils dadurch zu umgehen, dass man (wie Volta selbst) den Fisch beim Schlage gewisse Bewegungen ausführen liess, durch welche die angenommenen, elektromotorischen Bestandtheile seiner Batterien, deren Natur übrigens gänzlich im Dunkeln blieb, erst gehörig in Berührung gebracht würden oder vermuthete (wie A. v. Humboldt) das vom Willen des Thieres abhängige Zufliessen eines sonst fehlenden Bestandtheiles. Eine besondere und grosse Schwierigkeit schien sich auch Anfangs durch den Mangel einer Isolirung der Organe zu ergeben, die selbst noch Valentin (30) zu Anfang der vierziger Jahre veranlasste, den die Säulen (Prismen) des Organes begrenzenden sehnigen Scheidewänden die Bedeutung von Isolatoren zuzuschreiben, während gleichzeitig Schönbein glaubte, dass der Zitteraal sich willkürlich von dem umgebenden Wasser isoliren könne (!).

Für wie unsicher trotz aller scheinbar zwingenden Beweise der elektrischen Natur des Schlages der Boden galt, auf dem man sich bei diesen mehr oder weniger kühnen Speculationen bewegte, zeigt am deutlichsten der Umstand, dass noch 1829 Humphry Davy, auf dessen Veranlassung sein Bruder John Davy in Malta an Zitterrochen ausgedehnte Untersuchungen anstellte, seinen Zweifeln Ausdruck gab, ob die Elektricität der Zitterfische mit der gewöhnlichen wirklich identisch sei, und auch Faraday, dem es beschieden war, als Einer der Ersten den mächtigsten aller elektrischen Fische, den südamerikanischen Zitteraal, in Europa mit allen Hülfsmitteln physikalischer Forschung zu untersuchen, konnte nur wenige Jahre später die von ihm zum Beweis der Einerleiheit aller Elektricitäten geforderten acht Wirkungen (Funkenbildung, thermische Wirkung, Anziehung und Abstossung, Ablenkung der Magnetnadel, Magnetisirung eines Stahlstabes, Wasserzersetzung, Leitung durch heisse Luft, physiologische Wirkung) Anfangs nicht sämmtlich durch den Schlag des Zitteraals erhalten, obschon schliesslich nur eine einzige Lücke übrig blieb: der Mangel der Leitung durch heisse Luft.

Erst Du Bois-Reymond verdanken wir die Schaffung einer ebensowohl durch theoretische Betrachtungen wie durch eingehende experimentelle Untersuchungen gesicherten Grundlage der Physiologie der Zitterfische, auf welcher alle späteren Forscher weiter bauten, so dass zur Zeit wenigstens die wesentlichsten Punkte als sichergestellt betrachtet werden können.

Da alle neueren hierher gehörigen Arbeiten nur verständlich sind, wenn der Bau und die feineren Structurverhältnisse der Organe als bekannt vorausgesetzt werden können, so erscheint es erforderlich, zunächst diese eingehender zu erörtern, und es soll hierbei an die Torpedineen als die am genauesten bekannten Repräsentanten der Gruppe angeknüpft werden, bei welchen sich die Verhältnisse ausserdem am einfachsten und übersichtlichsten gestalten.

Wie Fig. 256 *a* erkennen lässt, welche die Hälfte der Rückenansicht von Torpedo marmorata nach Entfernung der Haut darstellt, liegt jederseits vom Kopfe und dem Kiemengerüst je eines der etwa nierenförmigen Organe, welche den stark abgeflachten breiten Körper von der Rücken- zur Bauchfläche völlig durchsetzen und, von der Fläche gesehen, einer Honigwabe gleichen, indem sie wie diese aus lauter unregelmässig fünf- bis sechsseitigen, prismatischen Säulchen zusammengesetzt erscheinen. Wie ein senkrecht auf die Ebene der Körperscheibe geführter Querschnitt erkennen lässt, nimmt die Höhe der neben einander liegenden Säulchen von innen nach aussen ab. Sie sind von einander durch bindegewebige Scheidewände getrennt und haben, frisch präparirt, das Aussehen und die Consistenz einer grau-röthlichen, halbdurchscheinenden Gallerte.

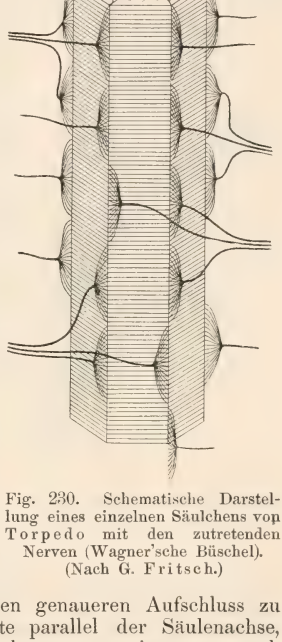


Fig. 230. Schematische Darstellung eines einzelnen Säulchens von Torpedo mit den zutretenden Nerven (Wagner'sche Büschel). (Nach G. Fritsch.)

Um über den feineren Bau derselben genaueren Aufschluss zu gewinnen, kann man theils Längsschnitte parallel der Säulenachse, theils Flächenansichten verwenden. Die letzteren gewinnt man nach einem zuerst von Savi geübten Verfahren sehr einfach, indem man die kuppenförmig sich vorwölbende Querschnittsfläche einer Säule mit der Scheere abkappt und nun die einzelnen dünnen Plättchen, aus welchen sie aufgebaut ist, in einer indifferenten Flüssigkeit von einander abblättert. Diese zarten Scheibchen, welche wie die Münzen einer Geldrolle oder wie die Platten einer Volta'schen Säule über einander geschichtet liegen (Fig. 230), sind es, die, wie zuerst Du Bois-Reymond aussprach, unter dem Einflusse des Nervensystems elektromotorisch wirksam werden. „Die elektromotorischen Bestandtheile, aus denen die Elementarketten der Fischsäulen bestehen, sind nicht in optisch unterscheidbaren Gebilden, in einander berührenden, un-

gleichartigen Geweben oder thierischen Flüssigkeiten zu suchen. Vielmehr ist der Sitz der elektromotorischen Kraft auch hier in das Innere eines morphologisch einheitlichen Gebildes zu verlegen, der jetzt sogenannten elektrischen Platte“ (Du Bois-Reymond 4, d. II).

Bei normaler Lagerung in situ liegen die Platten annähernd horizontal und nur in der Mitte etwas gegen den Rücken des Thieres aufgebogen. Nach Behandlung mit Reagenzien können aber an Längsschnitten mannigfache Verlagerungen stattfinden. Jede Platte erscheint am Rande, wo sie sich an die bindegewebigen Scheidewände ansetzt, nach abwärts umgekrämpt, wobei vorzugsweise die ventrale Hälfte betheiligt ist. (Fig. 231.) Innerhalb der grösseren Säulen liegen die einzelnen Platten etwas weiter von einander entfernt, als in den kürzeren. Von der ventralen Fläche aus gesehen, zeigt jede reichlich verzweigte Nervenfasern und spärliche Capillaren, eingebettet in ein gallertiges, von Sternzellen durchsetztes Gewebe, welches die Zwischenräume der Platten erfüllt und der Substanz der Säulen im frischen Zustande das Aussehen einer zitternden Gallerte giebt. Berücksichtigt man die grosse Zahl der Nervenfasern in jeder einzelnen Platte, so muss der Nervenreichthum des ganzen Organes füglich in Erstaunen setzen und beweist an sich die innigen Beziehungen derselben zum Centralnervensystem. Nicht minder scharf prägt sich dies auch in den Ursprungsverhältnissen der „elektrischen Nerven“ aus, die aus zwei besonderen Lappen des Gehirns entspringen, welche anderen Fischen durchaus fehlen. Nachdem, wie Boll (5, d) gezeigt hat, schon Lorenzini (1677) diese Gebilde als hinteres Tuberkelpaar erwähnt hatte, ohne ihre Bedeutung zu ahnen, bezeichnete sie zuerst A. v. Humboldt genauer als Ursprungscentren der elektrischen Nerven von Torpedo. Nach Freilegung des Centralorganes erkennt man sie leicht als zwei längliche, dicht an einander gedrängte Körper von gelblichgrauer Farbe, von denen links und rechts je vier Nervenstämme ausgehen, welche die Organe versorgen. Nach Fritsch, dem sich Schenk auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien anschloss, entstehen die dorsalwärts vorragenden elektrischen Lappen aus wuchernden, motorischen Vaguskernen der Medulla oblongata, welche in Folge der ausserordentlichen Vermehrung der einer speciellen Function angepassten Ganglienzellen aus ihrer ursprünglichen Lage am Boden des vierten Ventrikels nach oben verdrängt erscheinen. Wie Querschnitte lehren, handelt es sich um mächtige Lager grosser Ganglienzellen, deren Axencylinderfortsätze direct in die Fasern der elektrischen Nerven übergehen.

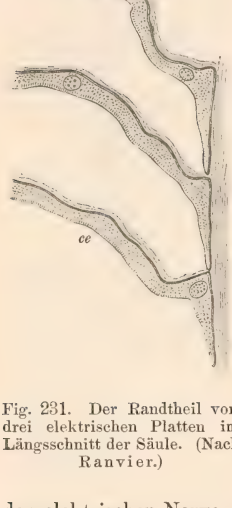


Fig. 231. Der Randtheil von drei elektrischen Platten im Längsschnitt der Säule. (Nach Ranvier.)

Sehr eigenartig gestaltet sich das Verhalten und die Vertheilung der in das Organ eingetretenen Nerven innerhalb der einzelnen

Säulchen oder Prismen. Wie zuerst Rudolf Wagner (35) zeigte, zerfallen alle Fasern vor ihrem Eintritt in die Platten durch rasche und zahlreiche Theilungen in eigenthümliche Büschel (Wagner'sche Büschel) (Fig. 230 und 232), deren räumliche Vertheilung und Be-

Fig. 232. Theil einer elektrischen Platte mit Gefässen und Nerven, welche letztere aus der Verzweigung einer Endfaser des Wagner'schen Büschels (*W*) hervorgehen. (Nach R. Wagner.)

ziehung zu den einzelnen Platten später von August Ewald und G. Fritsch noch genauer festgestellt wurde (9).

Es ergab sich, dass die Theilfasern eines Büschels, deren Zahl durchschnittlich 18 beträgt, in einer überaus zierlichen und regelmässigen Weise über einander angeordnet sind und von den Ecken

der gewöhnlich sechsseitigen Platten her in dieselben eindringen, so dass jede Platte von sechs Theilfasern versorgt wird, die sich in ihr unter reichlicher dichotomischer Theilung verzweigen (Fig. 230).

Sobald ein markhaltiger Endzweig eines Wagner'schen Büschels die zugehörige Platte erreicht hat, von der er einen Theil zu innerviren bestimmt ist, entsendet er beiderseits unter ziemlich rechtem Winkel abgehende, ebenfalls noch markhaltige Aeste, welche sich nun ihrerseits wiederholt dichotomisch theilen oder seitliche Zweige abgeben und schliesslich nach Verlust der Markscheide geweihförmige Büschel markloser, blasser Fasern bilden, deren eigentliche Endigung in der Substanz der Platte schwierig zu erforschen ist (Fig. 233). Nicht nur die dichotomischen Theilungen der markhaltigen, sondern auch zum Theil noch die der marklosen Endästchen sind von einer besonders an den ersteren sehr entwickelten, bindegewebigen Scheide mit eingelagerten Kernen umhüllt. Nach Ranvier endet dieselbe ganz scharf an bestimmten Stellen der marklosen Endausbreitung.

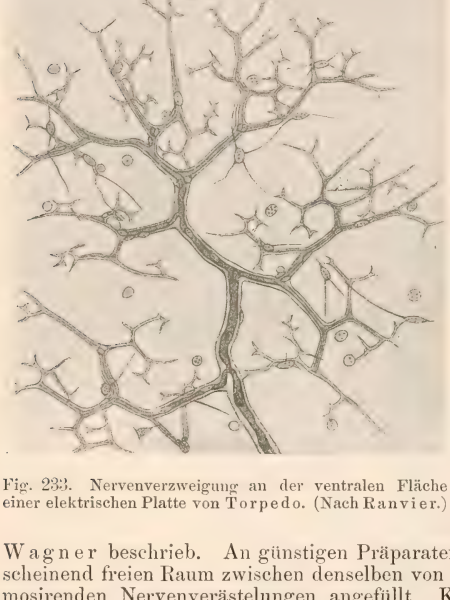


Fig. 233. Nervenverzweigung an der ventralen Fläche einer elektrischen Platte von Torpedo. (Nach Ranvier.)

Remak (1856) (27) bemerkte zuerst, dass sich die feinsten marklosen Endzweige noch viel weiter verfolgen lassen, als es R. Wagner beschrieb. An günstigen Präparaten fand er den ganzen anscheinend freien Raum zwischen denselben von blassen scheinbar anastomosirenden Nervenverästelungen angefüllt. Kölliker (1857) (16, b) und später Max Schultze beschrieben ein wirkliches Nervennetz, welches der Letztere als feinstes Gitterwerk mit fast quadratischen Maschen abbildet (31 b). Die überwiegende Mehrzahl der späteren Untersucher constatirte mit Hülfe der neueren Methoden, insbesondere der Metallimprägnation (Gold, Silber), sowie auch an ganz frischen elektrischen Platten von Torpedo, einen in allen wesentlichen Punkten gleichartigen Modus der Nervenendigung, wie er in den motorischen Endplatten der quergestreiften Muskeln höherer Wirbelthiere bekannt ist. Betrachtet man die Darstellung, welche Ranvier (26) von einem kleinen Stück einer durch Silberbehandlung entwickelten Endverzweigung der Plattennerven giebt (Fig. 234) oder Bilder, wie sie schon vorher von Ciaccio (6), Boll (5), Krause (17), und ganz neuerdings wieder von Ballowitz (2) und N. Iwanzoff (15) nach Be-

handlung mit Osmiumsäure, Goldchlorid, Hämatoxylin und Golgi's Methode etc. gegeben wurden, so springt das Zutreffende des Vergleiches sofort ins Auge und es ist schwer verständlich, wie G. Fritsch (12) die Existenz einer derartigen, terminalen Nervenverästelung gänzlich läugnen konnte, die, wie ich mich selbst überzeugt habe, immer schon im frischen Zustande erkennbar ist und wie eine riesige Endplatte die ganze ventrale Fläche jeder Platte stetig überzieht. In der That kann mit Rücksicht auf die Entwicklung der elektrischen Platten aus metamorphosirten, quergestreiften Muskelfasern an der Homologie der Nervenendverästelungen an der ventralen Fläche mit den motorischen Endplatten kaum noch gezweifelt werden. Schoenlein neigt, wie er mir mittheilt, neuerdings sogar der Ansicht zu, dass die ganze vollentwickelte Platte nur der motorischen Nervenendplatte entspricht. Schon Remak (l. c.) hat die Aufmerksamkeit auf eine eigenthümliche,

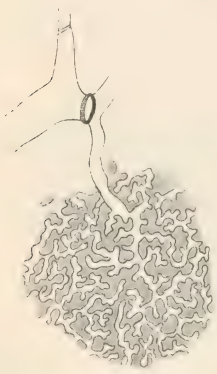


Fig. 234. Ein kleiner Theil der Endverästelung der Nerven in der elektrischen Platte von Torpedo (Silberpräparat). (Nach Ranvier.)

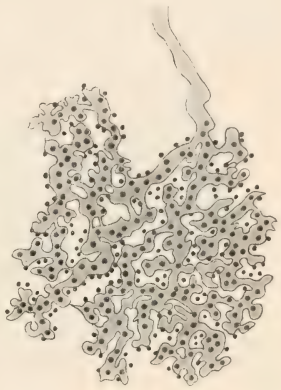


Fig. 235. Theil der Nervenverästelung in einer Torpedoplatte mit Boll'scher Punktirung. (Nach Ciaccio.)

auch von allen späteren Beobachtern gesehene, regelmässig angeordnete Punktirung der ventralen Fläche jeder elektrischen Platte gelenkt, welche viele Jahre später von Boll (5) als ein neues Structurverhältniss beschrieben wurde. Dasselbe besteht in einer ausserordentlich feinen, vollkommen regelmässigen und gleichartigen Punktirung, welche unmittelbar unter dem Terminalnetze (von unten her gesehen) liegt (Fig. 235). Die Anordnung der Punkte entspricht vollkommen genau der Configuration des Terminalnetzes, sodass die Pünktchen den Balken des Netzes folgen und den Verlauf derselben gewissermaassen markiren. Meist entsprechen den einzelnen Netzbalken mehrere (zwei bis drei) unregelmässig gestellte Reihen von Punkten, deren Zahl auf einen Quadratmillimeter Krause und Iwanzoff auf etwa eine Million berechnen.

Im optischen Querschnitt der Platte (an Biegungsstellen) entspricht der Punktirung eine äussert zarte und regelmässige, senkrecht zur Fläche gerichtete Streifung (vergl. Fig. 231 *ce*), welche sich von der

ventralen Seite her bis zu der Grenze des ersten Sechstels der Plattendicke erstreckt (Palissadensaum, cils electriques Ranvier's) und auch bereits von Remak erkannt wurde, welcher die Punkte der Plattenaufsicht als die Umbiegungsstellen palissadenartig angeordneter Cylinderchen in die Fläche auffasste. Zu derselben Deutung gelangte im Wesentlichen auch Krause, dem zu Folge die Punkte „der optische Ausdruck von oben gesehener, solider, cylindrischer Stäbchen sind, welche dem Neurilemm angehören und eine Art von „Nägeln" darstellen, mit denen die abgeplatteten Terminalfasern angeheftet sind". Boll, Ranvier, Ciaccio und Trinchese hielten sie für die eigentlichen letzten Nervenendigungen. Nach Iwanzoff hätte man in den Palissaden lediglich Fortsätze der die untere Fläche der elektrischen Platten bekleidenden structurlosen Membran zu erblicken, welche dem Sarkolemma der Muskelfaser entspricht.

Fritsch dagegen glaubt sich überzeugt zu haben, dass diese Punktirung, welche mit Osmiumbehandlung und bei der Anwendung der stärksten Trocken- oder schwächerer Immersionssysteme schwarz erscheint, „der optische Ausdruck von lauter das Licht stark brechen-

Fig. 236. Torpedo ocellata. Querschnitt einer elektrischen Platte mit anhängendem Nerv. *l* = dorsale bindegewebige Grenzschicht; *m* = Stratum moleculare; *p* = Palissadensaum mit Nervenendigungen; *gl* = Stratum granulosum; *n* = Nerv. (Nach G. Fritsch.)

den, dicht neben einander gelagerten, kleinen Körnchen ist, die in einer das Licht schwächer brechenden, halbflüssigen Substanz liegen, welche die untere Fläche der Platte überzieht". Fritsch schlägt daher vor, diese Schicht, welche mit der eigentlichen Nervenendigung nichts zu thun habe, als Stratum granulosum zu bezeichnen. Ihre Beziehung zu den anderen Schichten der elektrischen Platte ergiebt sich am deutlichsten aus der Untersuchung von Querschnitten (Fig. 236).

Nach den neuerdings auch wieder von Iwanzoff bestrittenen Untersuchungen dieses Forschers „gelingt es, an besonders günstigen Stellen der Platten-Querschnitte feinste Nervenfädchen senkrecht zur Plattenrichtung an die Körnchenschicht herantreten und zwischen den Körnchen verschwinden zu sehen". Jenseits im Palissadensaum treten dieselben wieder deutlich hervor und bilden selbst unmittelbar die Grenzlinien der Palissaden (Fig. 236). Ihre eigentliche Endigung scheint an der dorsalen Grenze dieser Schichte „in weichen protoplasmatischen Körpern zu erfolgen, die im Präparat zu kugelförmigen (beerenähnlichen) Bildungen zusammenge-

flossen angetroffen werden". Jenseits des Palissadensaumes folgt das dorsale („muskuläre" Fritsch, „metasarkoblastische" Babuchin) Glied der Platte (couche intermediaire Ranvier's). Hervorgegangen aus der Umwandlung embryonaler Muskelsubstanz lässt diese Schicht später nichts mehr von der charakteristischen Structur quergestreifter Fasern erkennen. Krause beschrieb allerdings in derselben „quergestreifte Bogenfasern" als Reste von Muskelfibrillen, die aber von andern Beobachtern nicht gesehen wurden; nach Fritsch soll diese Schicht, ähnlich dem Stratum granulosum, „aus kleinsten, reihenweise parallel der Säulenaxe angeordneten Theilchen zusammengesetzt sein, deren Lichtbrechungsvermögen dasjenige der Zwischensubstanz nur äusserst wenig übertrifft" (Fig. 236 *m*).

Fritsch ist geneigt, in diesem von ihm beobachteten regelmässigen Aufbau eine wesentliche Stütze der Molekulartheorie Du Bois-Reymond's zu erblicken, wenngleich er nicht soweit geht, zu behaupten, dass die reihenweise geordneten Körperchen thatsächlich

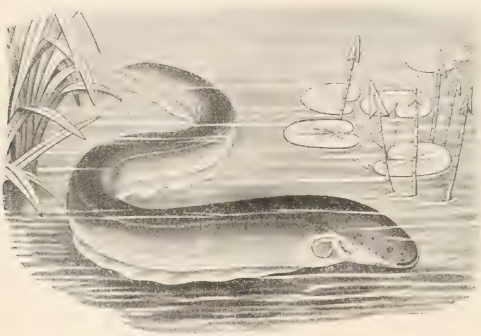


Fig. 237. Gymnotus electricus.

„die gesuchten elektromotorischen Molekeln" sind. Nach Iwanzoff handelt es sich dagegen lediglich um eine Art von Waben oder Schaumstructur des Plasmas, aus welchem die „Zwischenschicht" besteht.

Fassen wir noch einmal in Kürze die wesentlichsten Punkte des Baues und insbesondere der Innervation der Organe von Torpedo zusammen, so ergiebt sich als sicher Folgendes: Von jeder der im Lobus electricus des Gehirns liegenden Ganglienzellen entspringt je ein Axencylinderfortsatz (analog dem Deiters'schen Fortsatz der Rückenmarksganglienzellen), der weiterhin unverzweigt als Bestandtheil der elektrischen Nerven bis zu einem der das Organ zusammensetzenden Säulchen verläuft. Hier tritt ein plötzlicher Zerfall der markhaltigen Faser in eine grössere Anzahl (12 bis 20) von kurzen Theilästen ein (Wagner'sche Büschel), welche, sehr regelmässig über einander angeordnet, je eine Platte theilweise versorgen. Eingetreten in das Schleimgewebe, welches den Raum zwischen je zwei Platten ausfüllt, theilt sich jede Endfaser wiederholt dichotomisch, um schliesslich nach Verlust der Markscheide an der ventralen Fläche der Platte in einer Weise zu endigen, die durchaus an die terminale Verästelung des Axencylinders in den

motorischen Endplatten quergestreifter Muskelfasern erinnert. In welcher Weise nun die eigentliche letzte Endigung erfolgt, ob frei oder in der von Fritsch angenommenen Weise innerhalb der Palissadenschichte, darf wohl als unentschieden gelten, und sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Für die Theorie des Schlages der elektrischen Fische ist die Einheitlichkeit im Aufbau der Organe und in deren feinerer Structur von grösstem Interesse. Wie beim Zitterrochen sind auch beim Zitteraal (Gymnotus electricus) die Organe bilateral symmetrisch angeordnet und so mächtig entwickelt, dass man in der That sagen kann, der Fisch bestehe der Hauptsache nach aus elektrischen Organen. Von der Gestalt des Fisches giebt die umstehende Fig. 237 eine gute Vorstellung. Ungeachtet der aalartig gestreckten Form nimmt die Leibeshöhle doch nur einen sehr kleinen Theil (mit dem Kopfe zusammen nicht ganz $^1/_5$) der Körperlänge ein, während die vier elektrischen Organe den, wie sich C. Sachs ausdrückt, sonst der Bauchhöhle zukommenden Raum erfüllen. Von oben gesehen, erscheint der Rumpf des Fisches nach hinten messerartig zugeschärft. Im Vergleich mit den andern Zitterfischen erreicht der Zitteraal eine bedeutende Grösse (bis 155 cm nach C. Sachs, ja 170 cm nach v. Humboldt), während die verbreitetste Torpedo-Art der europäischen Meere meist nur 20—30 cm, ausnahmsweise 70 cm misst, und nur der den ostamerikanischen Küsten eigene Zitterrochen (T. occidentalis, Storer) unter Umständen die doppelte Grösse erreicht und wohl als der umfangreichste und schwerste, wenn auch nicht der längste aller elektrischen Fische bezeichnet werden kann (Fritsch).

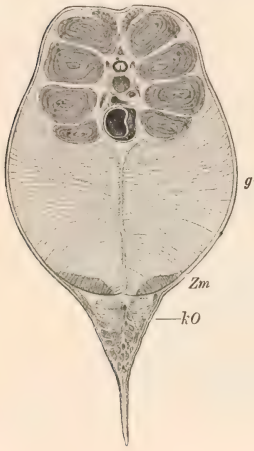


Fig. 238. Querschnitt durch den Rumpf von Gymnotus. *gO* = grosses Organ; *kO* = kleines Organ; *Zm* = Zwischenmuskelschicht.

Wie ein Querschnitt des Zitteraales zeigt (Fig. 238), besteht der Körper jenseits des Kopfes und der Leibeshöhle zum grössten Theil aus einer gallertigen durchscheinenden Masse, welche jederseits eine grössere und eine darunter gelegene viel kleinere Anhäufung bildet; beide sind getrennt durch eine von Muskelfasern durchsetzte Schicht, welche Du Bois-Reymond als „Zwischenmuskelschichte“ bezeichnet und die nach den Untersuchungen von Fritsch als ein Rest der Muskeln aufzufassen ist, aus deren Umbildung, wie wir sehen werden, die grossen Organe hervorgegangen sind (Fig. 238).

Bei genauerer Betrachtung sieht man die Substanz der Organe von parallel über einander liegenden bindegewebigen Scheidewänden durchzogen, welche am Querschnitt von einem mittleren, vertikalen Septum zum äusseren Umfang des Körpers verlaufen. Diese „Längsscheidewände“, welche sich, wie die Seitenansicht lehrt (Fig. 239), fast durch die ganze Länge des betreffenden Organes,

einschliesslich der Zwischenmuskelschicht erstrecken, grenzen demnach flache, horizontal über einander geschichtete Räume ab, deren jeder mit seinem Inhalt je einem Säulchen des Torpedo-Organes entspricht. Durch zartere, der Ebene des Querschnittes parallele Septa („Querscheidewände"), durch welche, von der Seite gesehen, die einzelnen Säulen (Prismen) fein quergestreift erscheinen, zerfallen die letzteren in dichtgedrängte, sehr enge Fächer, in deren jedem eine „elektrische Platte" senkrecht aufgehängt ist. Die Gestalt jedes Faches und daher auch der darin befindlichen Platte kann man im Allgemeinen als gestreckt rechteckig, medianwärts mehr oder weniger sich verschmälernd bezeichnen.

Als Mittelwerth für die normale Fachweite des Zitteraalorganes ergiebt sich etwa $^1/_{10}$ mm, womit ältere Beobachtungen von Hunter stimmen, der ungefähr 240 Querscheidewände auf den englischen Zoll zählte, was etwa 0,1058 mm Fachweite entspricht. Beim Zitterrochen beträgt diese etwa $^1/_{50}$ mm. Der Abstand von je

Fig. 239.

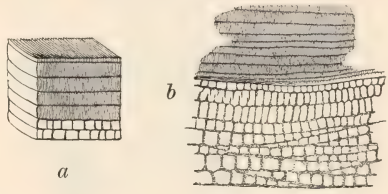


Fig. 240. *a*) Ein Stück aus mehreren übereinanderliegenden Säulen von Gymnotus (unten zwei weitfächerige). (Nach Pacini.) *b*) Längsschnitt durch weit- und schmalfächerige Säulen von Gymnotus. (Nach Du Bois-Reymond.)

zwei Längsscheidewänden (Höhe der Fächer) ist natürlich viel grösser. Es beträgt beim Gymnotus 0,64 mm (Hunter). Die Gesammtheit der zwischen zwei Längsscheidewänden enthaltenen Fächer mit ihren bandförmigen Platten wird auch hier als „Säule" bezeichnet und ist analog den prismatischen, senkrecht auf die Körperoberfläche stehenden Säulen des Zitterrochenorganes. Sämmtliche Säulen der grossen Organe entspringen, wie die schematische Seitenansicht (Fig. 239) zeigt, hinten und unten von der Zwischenmuskelschicht und steigen unter spitzem Winkel nach vorn und oben. Nur die vordersten verlaufen der Axe des Fisches annähernd parallel.

Schon makroskopisch zeigt ein gewisser Theil der beiden grossen Organe eine besondere Beschaffenheit: er ist dunkler, durchsichtiger und sieht statt milchglasartig, gelbgrauröthlich aus. Es beruht dies darauf, dass, wie schon Pacini (25) zeigte (Fig. 240 *a*, *b*), neben den gewöhnlichen, schmalfächerigen Säulen auch solche vorkommen, deren Fächer ausserordentlich weit sind, was später Sachs bestätigen konnte. Dieses „Sachs'sche Säulenbündel", welches er für ein neues elektrisches Organ des Zitteraales zu halten geneigt war, liegt im Allgemeinen über der hinteren Hälfte des grossen Organes. Es

beginnt vorne mit einer feinen Spitze (Fig. 239) und schwillt nach hinten stetig an, so dass es bald die obere Hälfte des Gesammtdurchschnittes der Organe einnimmt und schliesslich hinten das grosse Organ gänzlich verdrängt. An einem parallel der Längsachse des Fisches geführten Schnitt lassen sich allenthalben Verschmelzungen der Längsscheidewände der weitfächerigen Säulen erkennen, welche in diesem Falle hinten und vorne scharf keilförmig endigen (Fig. 240 *b*); ihr Querschnitt ist spindel- oder gestreckt rautenförmig.

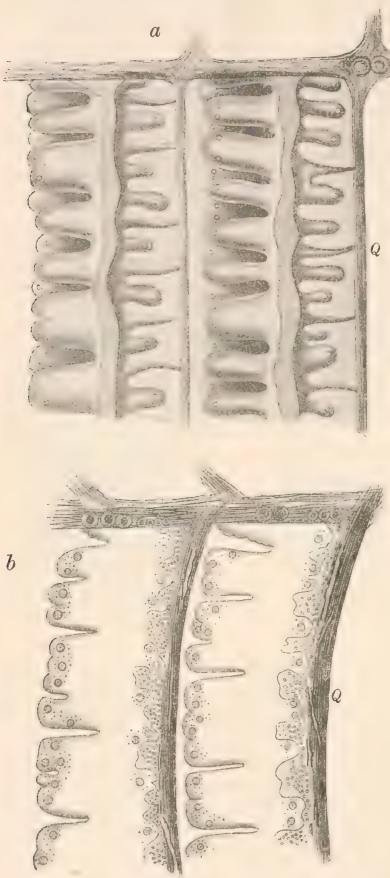


Fig. 241. Zwei elektrische Platten von Gymnotus am Längsschnitt des Organes (wie Fig. 240) nach Pacini (*a*) und M. Schultze (*b*).

Untersucht man einen Längsschnitt (parallel der Axe des Organes und senkrecht auf die Längsscheidewände geführt) durch das elektrische Organ bei starker Vergrösserung, so erkennt man sofort die Querschnitte der bindegewebigen, zwischen je zwei Längsscheidewänden ausgespannten Quersepta und die dadurch gebildeten Fächer, in deren jedem eine quer durchschnittene elektrische Platte aufgehängt ist (Fig. 241). In Bezug auf Lage und Art der Aufhängung der letzteren bestand eine wesentliche Differenz zwischen Pacini und Max Schultze (31), wie sich am besten aus der Vergleichung der beiden Fig. 241 *a*, *b* ergiebt. Während nach Pacini die Platte frei in ihrem Fache schwebt und nur an den Längsscheidewänden befestigt ist, lässt Schultze jede Querscheidewand (Q) sich der hinteren Fläche der zugehörigen Platte dicht anschmiegen, so dass nur vor, nicht aber auch hinter derselben ein Spaltraum frei bleibt. Sowohl die vordere wie die hintere Fläche der Platte ist mit Papillen („Zotten" M. Schultze's) dicht besetzt, zwischen denen hinten dornähnliche

Fortsätze (prolungamenti spiniformi Pacini) stehen, welche bis zur hinteren Querscheidewand reichen und sich dort anheften. M. Schultze konnte dieselben nicht nachweisen, während C. Sachs Pacini's Angaben bestätigte. Dies gilt auch hinsichtlich der von dem Letzteren behaupteten Spaltbarkeit der Platten in eine vordere und hintere Hälfte. Er fasste die Papillen selbst mit ihren sogenannten „Kernen" (die später als Sternzellen erkannt wurden) als „Zellen" auf, mit welchen die vordere und hintere Fläche einer Grundmembran (parte fondamentale) besetzt seien (Fig. 241 *a*). Nach Sachs lässt der Querschnitt der elektrischen Platte von vorne nach hinten folgende Schichten erkennen (Fig. 242). Auf die vordere Papillarschicht (stratum papillare auterius) folgt eine helle, völlig structurlose Schicht, welche Sachs als Intermediärschicht (stratum intermedium) bezeichnet und die wesentlich Pacini's „parte fondamentale" entspricht. Dann kommt eine, abgesehen von den sie durchziehenden Ausläufern der hinteren Sternzellen, homogen grau getonte Schicht, die Nervenschicht (stratum nerveum). Von dieser gehen die hinteren Papillen und die Dornpapillen aus, deren Gesammtheit als stratum papillare posterius zu bezeichnen ist. An der Nervenschicht endigen die elektrischen Nerven in noch zu erwähnender Weise. Im frischen Zustande glasartig homogen erscheinen die Papillen schon in 1—2 Minuten nach der Entfernung aus dem lebenden Thier körnig getrübt, während innerhalb der Intermediärschicht eine scharfe Grenzlinie (*PL*) entsteht, durch welche jene in zwei etwa gleiche Hälften getheilt sind. In dieser „Pacini'schen Linie", welche an Osmiumpräparaten als scharfer, dunkler Strich in einer breiten, hellen Zone erscheint, spaltet sich gelegentlich die Platte. Zwischen den vorderen Papillen fand Sachs „eine spinnengewebähnliche Substanz, die aus zarten, maschenbildenden Fäden mit kleinen, kernartigen Gebilden besteht". Während Pacini Nerven nur auf der Querscheidewand sah, wo sie auch Sachs zahlreich fand, treten die Endzweige derselben nach dem Letzteren zwischen den Dornpapillen hervor und durchsetzen den hinteren Spaltraum des Faches, um schliesslich nach Verlust der Markscheide in der Platte selbst zu endigen.

Fig. 242. Elektrische Platte von Gymnotus im Querschnitt (Längsschnitt des Organes). (Nach C. Sachs.)

Die Hinterfläche der letzteren zeigt im Querschnitt (an Osmiumpräparaten) endlich die zuerst von Boll (bei Torpedo) genauer beschriebene Strichelung (resp. von der Fläche gesehene Punktirung). Die Nervenendigung selbst bietet nach Sachs ein wechselndes Bild

„bald mehr an die Kühne'sche Endplatte, bald wieder mehr an das Schultze'sche Netz erinnernd". Nach Fritsch würden als die eigentlichen Träger der Nervenendigungen an der Gymnotusplatte die Dornpapillen zu bezeichnen sein, „an welche relativ grobe Verlängerungen der Axencylinder herantreten", so dass jene als „dem Stiel der Malopterurusplatte verwandte Bildungen" anzusehen wären. Mit Rücksicht auf die zweifellose genetische Beziehung, welche sicher auch hier zwischen elektrischen Organen und quergestreiften Muskeln angenommen werden muss, darf man jedoch vielleicht die Vermuthung aussprechen, dass die Endigungsweise der Nerven in der Substanz der Platte sich wohl ähnlich wie bei Torpedo gestalten dürfte, obschon die bisherigen Untersuchungen hierfür keinerlei sicheren Anhaltspunkt geben.

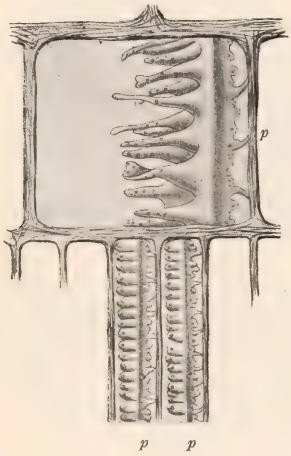


Fig. 243. Ein weites und zwei enge Fächer von Gymnotus im Querschnitt gesehen (wie Fig. 241), stärker vergrössert, mit den darin befindlichen Platten (*p*). (Nach Du Bois-Reymond.)

Die Platten der weiten Fächer des Sachs'schen Säulenbündels unterscheiden sich von den andern hauptsächlich nur durch die grössere Länge der vorderen Papillen Fig. 243), an denen Sachs ausserdem im frischen Zustande in der Axe oder am Rande mehrfach eine breite, matte Querstreifung und Spuren von Doppelbrechung beobachtete.

Wenn so das endliche Schicksal der Nerven im Erfolgsorgan (den elektrischen Platten) noch vielfach als unklar bezeichnet werden muss, so sind wir um so genauer über den centralen Ursprung und die gröbere, anatomische Anordnung der elektrischen Nerven unterrichtet.

Noch Valentin glaubte, gestützt auf eine, wie sich in der Folge herausstellte, unzulässige Vergleichung des Gehirnes von Gymnotus mit dem des Aales, einen besonderen Abschnitt desselben nach Analogie von Torpedo als Lobus electricus und Ursprungscentrum der elektrischen Nerven annehmen zu dürfen. Spätere Untersuchungen lehrten jedoch den betreffenden Gehirntheil als das ähnlich wie bei dem verwandten Wels (Silurus glanis) stark entwickelte Kleinhirn kennen und erwiesen das Rückenmark als nächstes Ursprungsgebiet der elektrischen Nerven. Max Schultze war es, der zuerst auf die besonders zahlreichen grossen Ganglienzellen im Rückenmark von Gymnotus hinwies, die er etwa doppelt so zahlreich fand, als bei anderen Fischen und daher mit grosser Wahrscheinlichkeit als zu den hier austretenden elektrischen Nerven gehörig ansprach. Du Bois-Reymond schloss hieraus ebenfalls, „dass im Rückenmark des Zitteraales sich ein Bau finden werde, ähnlich dem des Lobus electricus des Zitterrochen". Es war dies um so mehr gerechtfertigt, als die elektrischen Organe des Gymnotus

von Intereostalnerven versorgt werden, deren grosse Zahl seit Hunter stets die Aufmerksamkeit erregt hatte. Durch eingehende Untersuchung des von C. Sachs aus Calabozo mitgebrachten, conservirten Materials konnte nun G. Fritsch in der That zeigen, dass in einem gewissen Niveau des Rückenmarkes, dessen Lage beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen ist (zwischen 12. bis 23. Wirbel), grosse, durch ihren ganzen Habitus wohl charakterisirte Ganglienzellen zuerst nur vereinzelt, später aber als geschlossene Säule in Gestalt eines den Centralcanal umgebenden, vorne offenen Cylinders auftreten, welche unzweifelhaft als „elektrische Zellen" angesprochen werden müssen. „Dieselben zeigen den gewöhnlichen, multipolaren Charakter mit dem kräftigen, fein granulirten Protoplasma, in mehrere breit angesetzte Fortsätze ausgezogen und bläschenförmigen Kern mit stark lichtbrechenden, deutlichen Kernkörperchen." Die Grösse des rundlichen Zellkörpers, der sich stets zu einem sehr deutlichen Axencylinderfortsatz auszieht, beträgt im Mittel 0,051 mm. Gewöhnliche motorische Zellen zeigen stets eine mehr polygonale Form und viel mehr entwickelte Protoplasmafortsätze, doch lässt sich eine scharfe Grenze nicht ziehen, da nach Fritsch in der Höhe des 6.—16. Halswirbels Uebergangsformen vorzukommen scheinen. Etwa vom 30. Wirbel an ist die Menge der elektrischen Zellen so angewachsen, „dass der ganze Raum der Vorderhörner und die centrale Masse der grauen Substanz von ihnen erfüllt erscheint, und sie selbst eine Verdickung des Rückenmarkes in sagittaler Richtung veranlassen. Nur vor dem Centralcanal nähern sich die Zellen beiderseits durchaus nicht, so dass die Figur des Querschnittes der Zellengruppe einen breiten Halbmond darstellt" (Fig. 244). „Hier, wo nun die Ursprungsstätten der elektrischen Nerven in vollster Entwicklung erscheinen, bilden auch die von den Zellen abgehenden Axencylinder auf jeden Querschnitt eine deutlich markirte Fasergruppe von wesentlich querem Verlaufe. Dieselben gleichen in ihrer Anordnung und der Art des Austretens sehr genau den gewöhnlichen vorderen Wurzeln anderer Knochenfische. Es lassen sich im Gymnotus-Rückenmark auch nicht besondere motorische Wurzeln etwa neben den elektrischen nachweisen, sondern es schliessen sich die Ursprungsfasern der Muskelnerven den elektrischen unzweifelhaft an" (Fritsch). Dem Umstand entsprechend, dass die elektrischen Organe von Gymnotus sich bis zur Schwanzspitze erstrecken, finden sich Ganglienzellen vom Typus der elektrischen bis zum Rückenmarksende hin, doch nimmt deren Zahl und Grösse hier allmählich ab, und auch ihre Form gleicht wieder mehr den gewöhnlichen motorischen Vorderhornzellen.

Fig. 244. Querschnitt durch das Rückenmark von Gymnotus electricus. (Nach G. Fritsch.)

Während wir es in den bisher erwähnten Fällen bei Torpedo

und Gymnotus mit elektrischen Organen von so hoher Differenzirung zu thun haben, dass dadurch von vorneherein auch die kräftigsten Wirkungen verbürgt erscheinen, kommen bei den gemeinen Rochen (Raja), sowie bei den Arten der Gattung Mormyrus am Schwanze Organe vor, welche sich durch Bau und Anordnung unverkennbar den elektrischen anschliessen, deren Wirkungen aber so geringfügig sind, dass es erst in neuerer Zeit gelungen ist, sie mit Sicherheit festzustellen. Du Bois-Reymond hatte deshalb seiner Zeit vorgeschlagen, sie als „pseudoelektrische" Organe zu bezeichnen. Zur Zeit liegt hierfür kein Grund vor, da es als sichergestellt gelten darf, dass sowohl Mormyrus, wie die Arten des Genus Raja zu den ächten elektrischen Fischen zählen, so dass es, wie schon Babuchin seiner Zeit behauptete, „keine pseudoelektrischen Fische giebt, sondern nur grosse und starke, sowie kleine und schwache elektrische Fische".

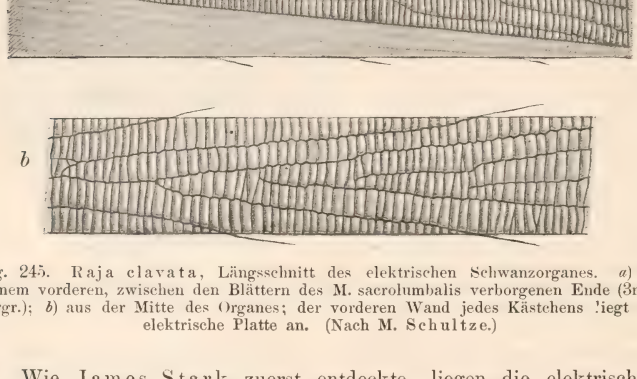


Fig. 245. Raja clavata, Längsschnitt des elektrischen Schwanzorganes. *a*) in seinem vorderen, zwischen den Blättern des M. sacrolumbalis verborgenen Ende (3mal vergr.); *b*) aus der Mitte des Organes; der vorderen Wand jedes Kästchens liegt die elektrische Platte an. (Nach M. Schultze.)

Wie James Stark zuerst entdeckte, liegen die elektrischen Organe im Schwanze von Raja jederseits neben der Wirbelsäule als zwei cylindrische, vorn und hinten zugespitzte Körper von grau durchscheinender Beschaffenheit. „Sie beginnen im Centrum des M. sacrolumbalis etwa an der Grenze vom ersten und zweiten Drittheil des Schwanzes, verdicken sich allmählich und liegen nach vollständiger Verdrängung des Muskels dicht unter der Haut, die ganze Dicke des ebenfalls cylindrischen Muskels fortsetzend, und reichen bis an die äusserste Spitze des Schwanzes" (Fig. 245 *a*, *b*). Noch besser als am Längsschnitt lässt sich ihre Lage am Querschnitt erkennen (Fig. 246), wo zugleich die Zusammensetzung aus einzelnen, parallel der Axe des Schwanzes verlaufenden, concentrisch angeordneten „Säulen" deutlich hervortritt, die wie bei Torpedo oder Gymnotus durch bindegewebige Septa von einander gesondert werden („primäre Scheidewände" M. Schultze's, 31 a). Jede Säule zerfällt wieder durch zahlreiche, senkrecht auf die Längsaxe gestellte („secundäre") Quer-Scheidewände in einzelne hinter einander liegende platte, vierseitige Kammern oder

Fächer, welche die eigentlichen elektromotorischen Elemente die „Platten“ (Kölliker's „Schwammkörper“), einschliessen. Selbst bei nur oberflächlicher Betrachtung eines Längsschnittes muss es auffallen, wie die einzelnen längsverlaufenden Säulen des elektrischen Organes gewissermaassen an Stelle der in einander gesteckten, kegelförmigen Muskelsegmente getreten sind, so dass ein Theil der primären Septa lediglich eine Wiederholung der sehnigen Scheidewände des M. sacrolumbalis darstellt und wie diese nach vorne zugespitzte Kegel bilden, welche alle unte rsich parallel in einander stecken (Fig. 245). Von der Anordnung der einzelnen Fächer in den Säulen und der Lage ihrer wesentlichen Inhaltsbestandtheile giebt Fig. 247 eine gute Vorstellung.

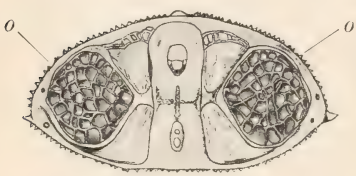


Fig. 246. Querschnitt von Raja batis. *O* = Querschnitt der Organe. (Nach B. Sanderson und Gotch.)

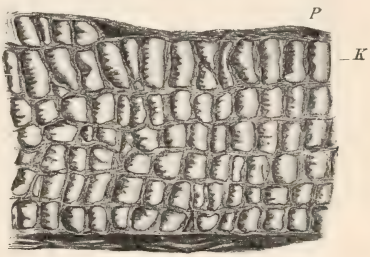


Fig. 247. Längsschnitt durch das elektrische Organ von Raja batis. *K* = Kästchen; *P* = elektrische Platte. (Nach B. Sanderson und Gotch.)

Fig. 248. Raja batis. Theil eines Kästchens mit der darin befindlichen Platte im Querschnitt (Längsschnitt des Organes). *n* = Nervenschicht; *m* = Maeanderschicht; *p* = Papillarschicht (Alveolarschicht). (Nach B. Sanderson und Gotch.)

Man sieht die nach hinten unregelmässig begrenzten, relativ sehr dicken Platten der Vorderwand jedes Faches anliegen und etwa ein Drittheil des verfügbaren inneren Raumes ausfüllen. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man (Fig. 248), dass die eigentliche Platte rings von gallertigem Bindegewebe umgeben und fixirt im Raume des Kästchens liegt. Die Nerven für die einzelnen Kästchen treten, wie schon Kölliker (16) angiebt, von der vorderen Wand an die vordere ebene oder becherförmig vertiefte Fläche der Platte heran und bilden hier unter rasch wiederholter Theilung einen reich entwickelten Plexus markloser Fasern. Die eigentliche Endigungsweise lässt sich natürlich nur an Flächenansichten der Platten, d. h. an geeigneten Querschnitten der Säulen untersuchen, ist aber noch nicht hinlänglich

sichergestellt. M. Schultze (l. c. p. 201) beschreibt ein der vorderen Fläche jeder Platte fast unmittelbar anliegendes, engmaschiges Nervennetz, welches von zahlreichen Kernen durchsetzt wird und weiter nach hinten in ein noch viel feineres Netzwerk übergeht, das im Ganzen eine ähnliche Beschaffenheit zeigen würde, wie das von demselben Forscher und Kölliker in der Torpedoplatte angenommene Netz, und unmittelbar mit der Substanz der Platte verschmilzt. Babuchin konnte sich von der Existenz dieser Netze nicht überzeugen, und auch Burdon-Sanderson und Gotch (13 c p. 142) äussern sich nicht mit Bestimmtheit über die eigentliche Art der Endigung. Jenseits der kernführenden Zone, in der sich die Nerven verbreiten, erkennt man an Plattenquerschnitten eine ziemlich dicke Schicht von lamellöser Beschaffenheit (Maeander-Schicht), deren einzelne Lagen (Blätter) bald parallel und horizontal übereinander liegen (R. batis), bald vielfach gebogen und wellig gekrümmt verlaufen (R. circularis). Daran grenzt unmittelbar eine oft in papillenförmige Fortsätze ausgezogene Schicht von ganz ähnlichem Charakter wie die die Vorderfläche der ganzen Platte bekleidende, kernführende Zone, welche die hintere Begrenzung der Platte bildet und aus einer fein graumelirten, reichlich von Kernen durchsetzten Plasmamasse besteht.

Ueber den Bau und die Innervation der Mormyrus-Organe haben neuere Untersuchungen von G. Fritsch (12 i) erwünschten Aufschluss gebracht. Auch hier handelt es sich um bindegewebige, mit Gallertgewebe erfüllte Fächer mit darin befindlichen Platten, deren feinerer Bau sich aber in manchen Punkten abweichend zu gestalten scheint. Der Zutritt der Nerven erfolgt unter Vermittlung eigenthümlicher Verlängerungen der Platten von kolbenförmiger, am Ende kegelförmig zugespitzter Gestalt („Zapfen"), welche Fritsch der „Sohle" an den motorischen Endplatten von Muskeln vergleicht.

Entsprechend der Lage der Organe am Schwanze entspringen auch bei den Mormyriden wie beim Zitteraal die Fasern der elektrischen Nerven „als breite, unverzweigte Axencylinderfortsätze von mächtigen Ganglienzellen, welche in bestimmten Strecken die graue Substanz des Rückenmarkes gänzlich erfüllen, und verlassen das Centralorgan, als vordere Wurzeln austretend. Sehr beachtenswerth ist die Angabe von Fritsch, dass die mächtigen Protoplasmafortsätze dieser Ursprungszellen vielfach breite, kurze Anastomosen bilden, so dass die elektrischen Ganglienzellen, „ein enggeschlossenes wahres Gerüst bildend, zu gemeinsamer Arbeit verbunden erscheinen". Mit Recht betont, wie mir scheint, Fritsch diesen Befund, indem sich hieraus einmal der unzweifelhaft nervöse Charakter der betreffenden Fortsätze ergiebt, während andererseits die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit eines analogen Verhaltens der feinsten Auszweigungen motorischer Rückenmarkszellen anderer Wirbelthiere nahe gerückt erscheint.

Ausgehend von einer selbst nur grob anatomischen Untersuchung der zuletzt besprochenen „pseudoelektrischen" Organe kann es kaum zweifelhaft erscheinen, dass dieselben quergestreiften Muskeln homolog und aus solchen durch allmähliche Umbildung hervorgegangen sind. Ein Blick auf den enthäuteten Schwanz von Mormyrus cyprinoïdes möchte diese Vermuthung auch selbst einem anatomisch nicht besonders geschulten Auge nahelegen. Die „zierlich

angeordneten, platten Sehnen der Schwanzmuskeln verlieren, wie Fritsch beschreibt, an einer gewissen Stelle, d. h. ungefähr dem Ende der Afterflosse benachbart, plötzlich ihre solide Fleischunterlage und spannen sich nun oberflächlich über eine durchscheinende, gallertige Masse hinweg, deren Plattenstructur ihren Charakter als elektrisches Organ sofort verräth (Fritsch).

Schwieriger und nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie zu führen ist der Beweis der musculären Abstammung der elektrischen Organe bei den Torpedineen und bei Gymnotus.

Zur Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung erweist sich Torpedo besonders geeignet, „da dieser lebendiggebärende Fisch seine Jungen bis zu einem weit vorgeschrittenen Stadium des Wachsthums bei sich trägt, so dass die jungen Fischchen, eben geboren, bereits 6—8 cm lang sind und schon deutliche elektrische Schläge ertheilen können“ (Fritsch.)

Die grössten Verdienste auf diesem auch für die Physiologie so wichtigen Gebiete anatomischer Forschung hat sich vor Allem Babuchin (1) und neuerdings G. Fritsch (12) erworben, nachdem bereits de Sanctis eine freilich vielfach irrthümliche Darstellung der Entwicklungsgeschichte von Torpedo gegeben hatte. Für die „pseudoelektrischen“ Organe von Raja haben Ewart (10) und vor Kurzem Th. W. Engelmann (8) weitere wichtige Aufschlüsse geliefert.

In Bezug auf die Entwicklung der äusseren Körperform von Torpedo unterscheidet de Sanctis im Wesentlichen drei Hauptstadien: das Stadium squaliforme, rayiforme und Torpediniforme. Schon am Ende des ersteren Stadiums lässt sich äusserlich die Anlage der elektrischen Organe erkennen, indem an den Visceralbögen an der Stelle, wo sie zur ventralen Seite umbiegen, auffällige Anschwellungen auftreten, die sehr bald mit einander verschmelzen. Gleichzeitig verbreitert sich die Rumpfscheibe, der Embryo erhält die Gestalt eines gemeinen Rochen (Stadium rayiforme) und durch immer weiteres Wachsen der Scheibe nach vorne schliesslich die charakteristisch abgerundete Form des elektrischen Rochen. An den elektrischen Organen des dann schon weit entwickelten, aber immer noch ungeborenen Fisches erkennt man in diesem Stadium schon bei Lupenvergrösserung eine zierliche Punktirung: die Aufsichten der bereits voll angelegten Säulchen (Fritsch.)

Auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe der obengenannten Vorsprünge der Kiemenbogen erscheinen dieselben zusammengesetzt aus Bündeln langgestreckter Zellen, welche von anderen rundlichen, embryonalen Charakters, rings umhüllt sind und durchaus embryonalen Muskelfasern gleichen. Schon in situ, noch besser aber an isolirten Fasern lässt sich die zarte Querstreifung deutlich erkennen (Fig. 249 *a*). Anfangs schmal und nur ein oder zwei Kerne enthaltend, führen dieselben später zahlreiche Kerne und schwellen an dem gegen die Bauchseite gerichteten Ende auf, indem hier durch rasch wiederholte Theilungen zahlreiche Kerne entstehen, die alle neben einander liegen bleiben, während zugleich das umgebende Plasma des Endstückes an Masse zunimmt und eine Art von Quellung erleidet (Fig. 249 *b, c, d*). Das Ganze erinnert dann „an einen Quast, welcher an einer mit Knoten (Muskelkernen) versehenen Schnur

hängt“ (Babuchin). Quergestreifte Fibrillen der Stammfaser erstrecken sich auch in die blasige Anschwellung hinein, welche Babuchin wegen ihrer Bedeutung als allererste Anlage einer elektri-

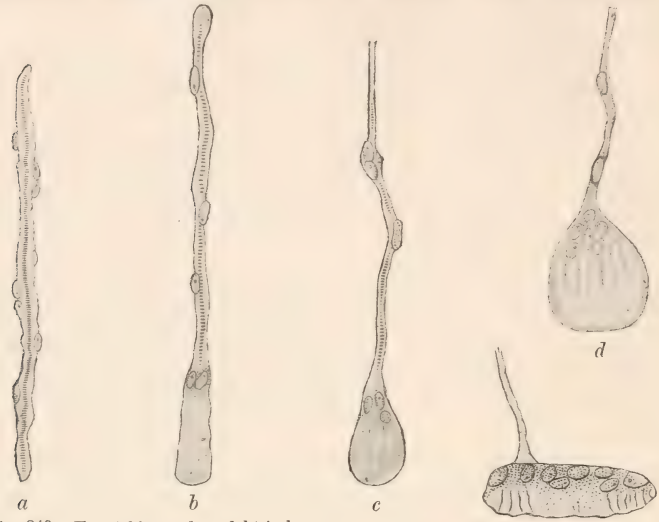


Fig. 249. Entwicklung der elektrischen Platten von Torpedo aus embryonalen Muskelfasern. (Nach Babuchin.)

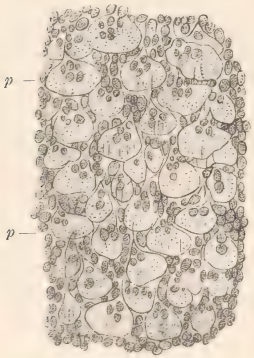


Fig. 250. Längsschnitt durch eine embryonale Säule von Torpedo (*p* = Plattenbildner. (Nach Babuchin.)

schen Platte, als „Plattenbildner“ bezeichnet; G. Fritsch schlägt vor, sie geradezu als „jugendliche Platten“ anzusprechen, da sie unter fortgesetzter Verbreiterung direct in die endgiltige Bildung übergehen, und glaubt zugleich, die eigenthümliche Birnform derselben in Babuchin's Abbildungen auf die quellende Wirkung der angewendeten Macerationsmittel beziehen zu sollen. Er selbst findet sie wie Krause (17) mehr kuchenförmig. In Folge der ungleichen Länge der einzelnen, eine Säulenanlage zusammensetzenden Muskelfasern erscheinen die Plattenanlagen am Längsschnitt in verschiedenen Höhen (Fig 250).

„Der nicht angeschwollene Abschnitt der Muskelfasern bleibt immer auf derselben Stufe der embryonalen Entwicklung und bildet schliesslich einen langen und schmalen, immer noch deutlich quergestreiften Stiel des inzwischen unter fortschreitender

Kernvermehrung sehr in die Breite gewachsenen Plattenbildners, dessen ventrale Hälfte aus einem beinahe durchsichtigen, von Fäserchen (Muskelfibrillen?) durchzogenen Plasma besteht, während die sehr charakteristischen, runden Kerne in einer fein granulirten dorsalen Schicht liegen (Babuchin Fig. 249 *e*). Eine isolirte Säule aus diesem Stadium zeigt sich dann aus nicht ganz regelmässigen, dicken, kuchenförmigen Körpern zusammengesetzt, welche, von einander durch embryonale Zellen getrennt, nicht die ganze Breite der Säule einnehmen und neben und übereinander liegen." Die den Plattenbildnern nun oft seitlich ansitzenden Stiele (Reste der früheren Muskelfasern) werden immer dünner und verschwinden bald ganz, während jene selbst schliesslich die Form sehr dünner Platten annehmen und den ganzen Querschnitt der Säulchen ausfüllen. Eine Isolirung derselben ist um diese Zeit sehr schwierig, da sich die äusseren Belegzellen allmählich zu einer festen, bindegewebigen Hülle um die elektrischen Säulchen zusammenschliessen. So wenig daher die völlig ausgebildete Säule von Torpedo in ihrem Bau irgend an quergestreifte Muskeln erinnert, so kann doch auf Grund der eben geschilderten Thatsachen an der genetischen Beziehung beider Gebilde nicht im Mindesten gezweifelt werden, und es war eine der bedeutungsvollsten Entdeckungen nicht nur auf dem Gebiete der Anatomie, sondern auch der Physiologie der elektrischen Organe, als Babuchin diesen Zusammenhang klar stellte; denn „nirgends in der organischen Natur ist", wie Engelmann bemerkt (8 p. 149), ein ähnlich grossartiger, jene fundamentalen Erscheinungen vitaler Erzeugung mechanischer und elektrischer Energie betreffender Structur- und Functionswechsel in auch nur annähernd so vollkommener Weise der Untersuchung zugänglich" wie hier.

Leider waren alle Bemühungen von C. Sachs, an Ort und Stelle etwas über die Embryonalentwicklung der Organe von Gymnotus zu erfahren, erfolglos geblieben, so dass man nur mit Wahrscheinlichkeit vermuthen darf, dass sie sich im Allgemeinen in ähnlicher Weise vollziehen wird, wie bei Torpedo.

Um so genauer sind wir dagegen erfreulicher Weise über die äusserst interessante Entwicklung der an sich noch nicht so hoch differenzirten pseudoelektrischen Organe der Rochen unterrichtet.

Hier sind es nicht mehr unentwickelte, embryonale, sondern vollständig differenzirte, functionsfähige, quergestreifte Muskelfasern, aus denen selbst noch „weit ins postembryonale Leben hinein" durch eigenthümliche Umwandlungen die Elemente der elektrischen Organe entstehen.

Mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit lässt sich zeigen, dass die oben beschriebene maeandrische Schicht der Platte direct aus der quergestreiften Substanz hervorgeht, und speciell bei Raja radiata, wie Ewart zeigte, auch im entwickelten Thier noch ganz wie gewöhnliche quergestreifte Muskelsubstanz aussieht. Von dieser phylogenetisch niedrigsten, zu den durch complicirten maeandrischen Verlauf ausgezeichneten höheren Formen (R. circularis, batis) kommen alle Uebergänge vor.

Wie schon erwähnt, besteht jede einzelne entwickelte Platte von Raja batis, abgesehen von dem umgebenden Bindegewebe und den zutretenden Nerven und Gefässen, aus einer nach vorne gelegenen Schicht

von Plasma mit eingelagerten Kernen, welche höchst wahrscheinlich der motorischen Endplatte quergestreifter Muskeln homolog ist und in der die zahlreichen, sich zunächst dichotomisch verästelnde Nerven endigen. Darauf folgt die im Querschnitt parallel gestreifte Lage von lamellösem Bau, an die sich schliesslich die von Kernen wieder reichlich durchsetzte „Alveolarschicht" schliesst, deren Bau Ewart (10) treffend der buchtigen Innenwand der Froschlunge vergleicht. Von dieser Schicht entspringt ausserdem ein langer stielartiger Fortsatz, der sich durch das Schleimgewebe des Faches nach hinten erstreckt, um in der bindegewebigen Wand des Kästchens zu enden (Fig. 251).

Bei ganz jungen Embryonen von R. batis lässt sich von einem elektrischen, als solchen kenntlichen Organe nichts nachweisen. Erst

Fig. 251. Raja batis. Schnitt durch ein Kästchen mit entwickelter elektrischer Platte. *n* = Nervenschicht; *k* = kernführende Schicht; *m* = Maeanderschicht; *a* = Alveolarschicht; *mf* = Rest der Muskelfaser (Stiel der Platte). (Nach Ewart.)

wenn die Länge etwa 7 cm beträgt, bemerkt man an horizontalen Längsschnitten durch den Schwanz zwischen gewöhnlichen, normalen Muskelfasern solche, die als im ersten Stadium der Umwandlung zu elektrischen Platten befindlich angesehen werden müssen (Fig. 252 *a*). Dies markirt sich Anfangs nur durch eine keulenförmige Anschwellung des Vorderendes, an welches ein Nerv unter reichlicher Theilung herantritt, und eine auffallende Kernwucherung, wodurch schliesslich eine Art von Endplatte oder Kappe entsteht, die das Keulenende bekleidet. Die weiteren Stadien der Umwandlung sind ohne nähere Beschreibung aus den Figuren (Fig. 252 *b, c, d*) verständlich, welche nach Präparaten von einem älteren, 10 cm langen Embryo gezeichnet sind. Man erkennt schon leicht alle wesentlichen Theile der entwickelten elektrischen Platte, die kernreiche, zu oberst gelegene Nervenendplatte, die kernfreie maeandrisch gestreifte Lage, deren Structur die unzweifelhafte Beziehung zu der ursprünglichen Querstreifung der

Muskelfaser erkennen lässt, und schliesslich die Alveolarschicht (*e, f*), welche aus einer Wucherung des Sarkoplasmas und der (Muskel-) Kerne an der Basis der Keule hervorgeht, mit dem schwanzförmigen Anhang des atrophirenden Stieles der Platte als Rest der ursprünglichen Faser. Derselbe zeigt noch lange Andeutungen von Quer-

Fig. 252. Raja batis. *a* Theil eines Längsschnittes durch einen Embryo. Keulenförmige Muskelfasern, sich zu elektrischen Platten entwickelnd; *b—f* weitere Entwicklungsstadien. (Nach Ewart.)

streifung und ist unter geeigneten Umständen selbst noch an völlig entwickelten Platten zu erkennen.

Länger, aber viel schmaler ist das elektrische Organ von R. circularis. Dasselbe besteht aus becherförmig eingekrümmten Platten, deren Bau im Uebrigen mit dem bei R. batis geschilderten wesentlich übereinstimmt, wo sich ja auch schon Andeutungen einer becher-

artigen Einstülpung des Anfangs keulenförmig angeschwollenen Muskelfaserendes erkennen lassen.

Die bei R. batis annähernd parallelen Lamellen der maeandrischen Schicht sind bei R. circularis vielfach gebogen, und auch die Alveolarschicht zeigt hier einen verschiedenen Bau, indem sie im basalen

Theil fein radiär gestreift erscheint (Fig. 253). Den ersten Anfang der Umwandlung von Muskeln in elektrische Gewebe bezeichnet nach Ewart aber Raja radiata, was sich einerseits durch den viel späteren Beginn des Processes und andererseits auch durch die Deutlichkeit der Querstreifung der voll entwickelten Platten verräth.

Die wichtige Frage, welche Homologien zwischen den Lamellen der ausgebildeten Blätterschicht und den Querschichten der Muskelfasern bestehen, war bis vor Kurzem noch ungelöst. Durch die höchst sorgfältigen Untersuchungen von Engelmann ist auch hier in erwünschter Weise Licht verbreitet worden. Eine genaue vergleichende Betrachtung verschiedener Entwicklungsstadien der Organe von Raja clavata bei einem und demselben Embryo von $7^1/_2$ cm Länge (Fig. 254 *a*—*e*) lässt keinen Zweifel darüber bestehen, dass sowohl die dunklen, schmalen, wie die breiten, hellen Querstreifen der ursprünglichen Muskelfaser den gleichen Querbändern in der Lamellenschicht

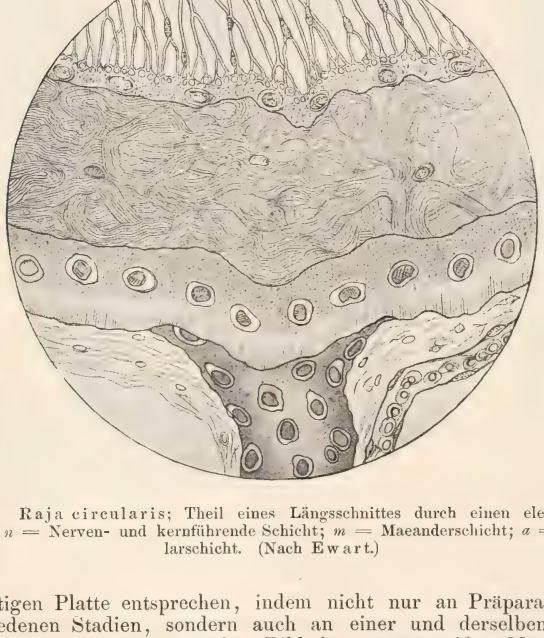


Fig. 253. Raja circularis; Theil eines Längsschnittes durch einen elektrischen Becher. *n* = Nerven- und kernführende Schicht; *m* = Maeanderschicht; *a* = Alveolarschicht. (Nach Ewart.)

der fertigen Platte entsprechen, indem nicht nur an Präparaten aus verschiedenen Stadien, sondern auch an einer und derselben Faser alle Uebergänge vom „typischen Bild der quergestreiften Muskelsubstanz zum typischen Bild der maeandrischen Schicht des entwickelten elektrischen Organes sich nachweisen lassen". Noch deutlicher tritt die Homologie der dünnen, stark lichtbrechenden Lamellen des elektrischen Organes mit den arimetabolen (isotropen) und die der dicken, schwach lichtbrechenden mit den metabolen (anisotropen) Schichten der quergestreiften Muskelfasern bei Anwendung sehr starker Vergrösserungen hervor. Bei diesem Umwandlungsprocess nimmt einerseits das Flächenwachsthum der Lamellen senkrecht zur Faseraxe

ausserordentlich zu, während andererseits auch die Höhe der Schichten um das Doppelte und Dreifache wächst. Damit gehen wesentliche Aenderungen im morphologischen und physikalisch-chemischen Verhalten beider Schichten Hand in Hand, die sich bei der Untersuchung im polarisirten Licht vor Allem durch die bedeutende Schwächung des Doppelbrechungsvermögens äussern, das bei R. clavata in den metabolen Schichten „schon fast völlig unmerklich geworden ist, ehe noch irgend eine andere, auf die Umwand-

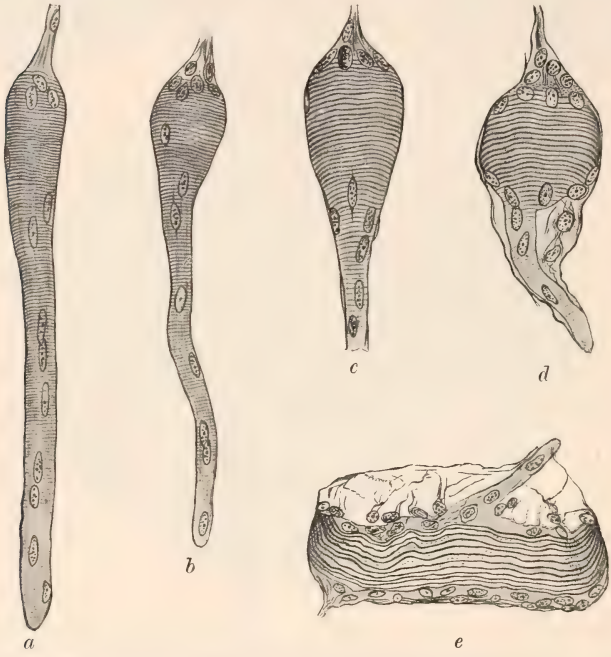


Fig. 254. Raja clavata; aufeinander folgende Stadien der Entwicklung einer elektrischen Platte aus einer quergestreiften Muskelfaser. (Nach Engelmann.)

lung bezügliche Aenderung zu entdecken ist". Das schon erwähnte starke Flächenwachsthum der Lamellen beruht, wie Engelmann erwies, bis zur Ausbildung der Kästchenform wesentlich nur auf Vermehrung der Zahl der Fibrillen an der Peripherie der Lamellen, nicht auf Verdickung der bereits bestehenden oder Verbreiterung der interfibrillären Räume. Später, im ausgebildeten Organ, ist übrigens von einer fibrillären Structur der Lamellen überhaupt nichts mehr zu bemerken.

Vergleicht man die optischen Aenderungen der Schichtenfolgen bei der Entwicklung der elektrischen Kästchen mit jenen, welche bei starker physiologischer Verkürzung auftreten, so ergeben sich, wie

Engelmann zeigte, auffallende Uebereinstimmungen, indem einerseits die arimetabolen (isotropen) Lamellen „optisch homogener, als Ganzes stärker lichtbrechend, daher fester (wasserärmer) werden", während umgekehrt die metabolen Schichten (speciell die der Querscheiben) an Lichtbrechungsvermögen verlieren, wobei zugleich ihre Doppelbrechung abnimmt. Der Betrag dieser Schwächung ist allerdings bei der Contraction „nichtssagend im Vergleich zu dem bei der Umwandlung der Muskelfasern in die maeandrische Schicht der elektrischen Kästchen". Sie macht sich ausserdem schon in einem so frühen Entwicklungsstadium geltend (vor der keulenförmigen Anschwellung des proximalen Muskelfaserendes), dass jedes andere Anzeichen der kommenden Umwandlung noch gänzlich fehlt. Auch in diesem Punkte verrathen die Organe von Raja radiata ihren phylogenetisch jüngeren Zustand, indem hier das Doppelbrechungsvermögen viel langsamer und unvollständiger schwindet, als bei anderen Arten der Gattung (R. batis, clavata, circularis). Für die von Engelmann seit lange vertretene Annahme, „dass nur die doppelbrechenden, metabolen Glieder der Muskelfibrillen Sitz und Quelle der verkürzenden Kräfte des Muskels sind", liegt offenbar in dem geschilderten Verhalten bei der Umbildung zum elektrischen Organe eine ganz wesentliche Stütze.

Weit weniger genau als bei Raja sind wir über die Entwicklung der „pseudoelektrischen" Organe von Mormyrus unterrichtet. Doch konnte sich Babuchin (1) bei der Untersuchung von sechs Arten der Gattung auf das Bestimmteste überzeugen, „dass auch hier die elektrischen Organe aus Muskeln entstehen und nach voller Ausbildung den Muskelcharakter theilweise beibehalten". Jede „Platte" des Mormyrus besteht aus drei von einander trennbaren Blättern, von denen die beiden äusseren „structurlos, von der Innenseite mit einer Schicht körniger Substanz überzogen und mit unzähligen runden Kernen versehen sind". „Das eine von diesen Blättern ist die unmittelbare Fortsetzung der Scheide der blassen (zutretenden) Nervenfasern. Das mittlere Blatt besteht ausschliesslich aus platten, sehr dünnen Muskelfasern oder -Bändern, welche dicht neben einander unregelmässig liegen. Jede einzelne Faser ist scharf quergestreift, alle zusammen genommen bilden ein muskulöses Blatt, welches gegen den Rand der elektrischen Platte hin stärker wird als in der Mitte und keine maeandrische Zeichnung besitzt." Es würde demnach nach Babuchin die elektrische Platte von Mormyrus entwicklungsgeschichtlich nicht, wie bei Torpedo oder Raja, einer einzelnen metamorphosirten Muskelfaser entsprechen, sondern „einem ganzen Bündel aus kurzen Muskelfasern, wie sie die Seitenrumpfmuskeln der Fische bilden".

Auch Fritsch (12) giebt an, dass an feinen Querschnitten der Mormyrus-Platten ein Gewebe in wechselnder Mächtigkeit hervortritt, „an dem die complicirte Muskelquerstreifung in ausserordentlich vollkommener Weise erhalten blieb"; dasselbe bildet die mittlere Schicht jeder Platte, die vordere lässt unter einem feinen cuticularen Saum eine zarte Längsstreifung, analog dem Palissadensaum der Torpedoplatte, erkennen.

Wenn es ontogenetisch als völlig sichergestellt betrachtet werden kann, dass die bisher besprochenen elektrischen Organe sämmtlich als umgewandelte, speciell differenzirte, quergestreifte Muskeln aufzufassen sind, so zeigt andererseits eine auch nur oberflächliche, vergleichend

anatomische Untersuchung, dass in den einzelnen Fällen sehr verschiedene Muskelgruppen den Ausgangspunkt dieses merkwürdigen Differenzirungsprocesses gebildet haben. So fehlt bei Torpedo die äussere Lage der kleinen Muskeln des Kiemengerüstes und die bei den verwandten Rochen ausserordentlich mächtigen äusseren Kiefernmuskeln; beim Gymnotus fehlt die tiefste Partie der ventralen Rumpfmuskulatur bis auf jenen kleinen Rest, der oben schon als „Zwischenmuskelschicht" erwähnt wurde, und hat sich zu den grossen elektrischen Organen umgebildet, während die kleinen aus dem obersten Theil der inneren Flossenträgermuskeln hervorgegangen sind. Bei Gymnarchus wieder entspricht das elektrische Organ dem centralen Theil der Seitenmuskeln, während bei Mormyrus und Raja die der Seitenlinie benachbarten Theile der Schwanzmuskeln das Material zur Bildung der „unvollkommenen" Organe abgegeben haben.

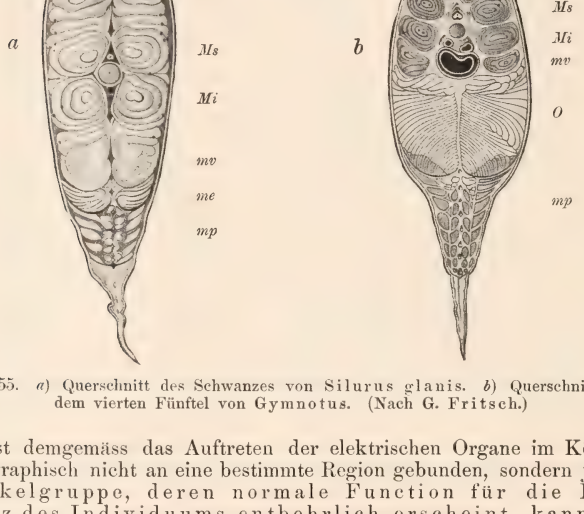


Fig. 255. *a*) Querschnitt des Schwanzes von Silurus glanis. *b*) Querschnitt aus dem vierten Fünftel von Gymnotus. (Nach G. Fritsch.)

Es ist demgemäss das Auftreten der elektrischen Organe im Körper topographisch nicht an eine bestimmte Region gebunden, sondern jede Muskelgruppe, deren normale Function für die Existenz des Individuums entbehrlich erscheint, kann als gleichwerthige Grundlage der Entwicklung elektrischer Organe betrachtet werden (G. Fritsch 12).

Vergleicht man einen Querschnitt durch den Rumpf des Welses, der hinsichtlich seiner Muskulatur dem Gymnotus am nächsten steht, mit einem solchen des letzteren, so bemerkt man jederseits leicht die Durchschnitte der vier, für die Knochenfische überhaupt charakteristischen Seitenrumpfmuskeln (M. laterales proprii inferiores et superiores, Fig. 255 *a*, *b*. *Ms* und *Mi* und M. laterales dorsales et ventrales, *md* und *mv* der Figuren), welche, wie insbesondere die Seitenansicht lehrt, in der Längsrichtung des Fisches durch die zickzackförmig verlaufenden Ligamenta intermuscularia segmental gegliedert

erscheinen, indem die einzelnen, je einem Segment entsprechenden Scheiben sich zu Hohlkegeln umgebildet haben, welche so zu sagen in einander gesteckt sind. Eine Complication, wodurch sich der Wels vor anderen Knochenfischen auszeichnet, ist durch das Auftreten einer Muskelgruppe gegeben, welche, von den platten Bauchmuskeln abzweigend, bereits hinter dem Schultergürtel beginnt und rasch sich verschmälernd, als ein deutlich getrennter Muskelstreif unter den eigentlichen Seitenmuskeln bis nach dem Schwanzende hin verläuft (M. lateralis imus [*me*] Fritsch). In der Seitenansicht erkennt man ferner, wie nach hinten zu die Ligamenta intermuscularia dieses Streifens stark gegen die Horizontale geneigt erscheinen, so dass sich die kurzen, dazwischen ausgespannten Muskelprimitivbündel wie eng angeordnete niedrige Fächer präsentiren. Man sieht nun, insbesondere am Querschnitt, leicht, dass die Lage der grossen elektri-

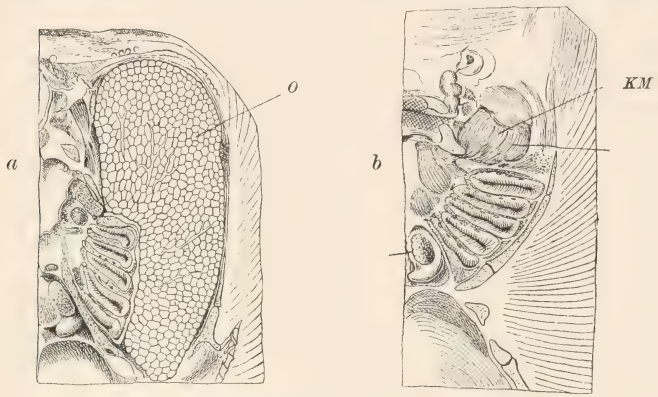


Fig. 256. Homologie des elektrischen Organes (*O*) von Torpedo und der Konmuskeln des gemeinen Rochen (*KM*). (Nach G. Fritsch.)

schen Organe von Gymnotus durchaus der des genannten Muskelzuges (*m e*) beim Welse entspricht, der jenem thatsächlich fehlt und aus dessen Umbildung eben die Organe hervorgegangen sind. Mit nicht minderer Sicherheit lässt sich der Nachweis führen, dass die sonannten kleinen Gymnotus-Organe durch Umbildung eines Theiles der unteren Flossenträgermuskeln entstanden sind. Entsprechend der äusserst dürftigen Entwicklung der Rückenflosse machen sich am Querschnitt vom Wels sowohl wie von Gymnotinen nur zwei kleine dreieckige Durchschnitte von Muskulatur unter der Rückenhaut bemerkbar (Fig. 255 *a*, *b*. *m p*). Dagegen erkennt man an der ventralen Seite der Querschnitte beiderseits von der Medianebene je zwei Systeme quer durchschnittener Flossenträgermuskeln (äussere und innere, Fig. 255 *m p*), die besonders bei Gymnotus zahlreich und stark entwickelt sind und nach hinten an Zahl und Ausdehnung zunehmen. In derselben Richtung nimmt aber auch das kleine Organ an Höhe zu, während die Zahl der Säulen des grossen umgekehrt nach dem Schwanzende zu abnimmt, „indem dieselben sich unten einrollen und

so die Seitenfläche des Körpers verlassen". In dem Bereiche nun, wo die kleinen Organe voll entwickelt sind, fehlen die oberen Bündel der tiefen Flossenträgermuskeln, so dass die genetische Beziehung dieser zu jenen nicht zweifelhaft sein kann. Ebenso wenig ist dies der Fall bei den Torpedineen, wo die mächtigen, zu einem rundlichen Klumpen geballten Beissmuskeln der gewöhnlichen Rochen (Fig. 256 *b*, *KM*) fast gänzlich fehlen und nur auf geringfügige Reste reducirt erscheinen. Es handelt sich dabei hauptsächlich um die äusseren, bezw. ventral entwickelten Muskeln des Kiemenkorbes, welche das System der Adductores arcuum und des sogenannten Constrictor communis superficialis darstellen (Fritsch), die hier ihrer Function nach den Masseteren mit den Pterygoïdei und Temporales entsprechen. Insbesondere scheint der Constrictor das Material zur Bildung des hinteren Organabschnittes geliefert zu haben, während der vordere breite Abschnitt wesentlich aus der Umwandlung des Adductor γ (Vetter, Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, Jenaische Zeitschr. VIII) hervorgegangen zu sein scheint.

Mit Rücksicht auf die geschilderten Entwicklungsvorgänge der elektrischen Organe ist es von vornherein nicht eben wahrscheinlich, dass die Zahl der einmal angelegten Elemente (Platten resp. Säulen) im Laufe des individuellen Wachsthums weiter zunimmt. Schon 1839 behauptete Delle Chiaie, „dass die Säulen des Zitterrochen durch Intussusception wachsen, indem sich davon dieselbe Anzahl entwickelt, welche im Embryo in Miniatur existirt, bloss durch deren allmähliche Zunahme an Masse und Grösse". Rud. Wagner vertheidigte diesen Satz dann 1847 gegen Valentin und Babuchin, dehnte ihn auch auf die Zahl der Platten in den Säulen aus und führte ihn auf seinen entwicklungsgeschichtlichen Grund zurück. Nach diesem „Satze von der Präformation der elektrischen Elemente würde die Zahl der Säulen (und Platten) bei verschiedenen Individuen derselben Species elektrischer Fische innerhalb enger Grenzen dieselbe bleiben, mögen die Thiere klein und jung oder ausgewachsen untersucht werden.

In der nachstehenden Tabelle (S. 779 1. Tabelle) hat Du Bois-Reymond (4 e, p. 403) alle bis dahin bekannten Zählungen der Säulen in den elektrischen Organen von Torpedineen zusammengestellt.

In derselben scheint insbesondere das Resultat der Zählung an dem Foetus von Torpedo ocellata sehr entschieden zu Gunsten des in Rede stehenden Satzes zu sprechen. Doch lassen die freilich anfechtbaren, abweichenden Befunde von Valentin und Girardi doch noch eine Unsicherheit zurück, die Anfangs auch Du Bois-Reymond zu dem Schluss drängte, „dass in verschiedenen Individuen derselben Species ursprünglich verschieden viel Säulen angelegt werden, welche sich dann aber nicht mehr vermehren". Grosse, die Breite der individuellen Schwankungen übertreffende Abweichungen der Säulenzahl, wie etwa in der vorstehenden Tabelle der Fall von Hunter und andererseits von Henle, würden natürlich vom Standpunkte der Präformationslehre aus auf Speciesverschiedenheit schliessen lassen. Fritsch unterzog sich der grossen Mühe, mit Rücksicht hierauf das System der Torpedineen zu revidiren, und die folgende Tabelle (S. 779 2. Tabelle) giebt einige Beispiele aus seinen zahlreichen Zählungen (G. Fritsch 12).

Tabelle der Säulenzahl in den elektrischen Organen verschiedener Torpedineen.

Art	Länge mm	Säulenzahl in dem linken	einen Organ	rechten	Beobachter
Raja Torpedo	1219		1182		Hunter
	457		470		
	—		420		Girardi
	—		480		
	—	520		514	
	—	290		265	
T. Galvanii	273		410		Valentin
„ „ (Foetus)	82		298		
T. marmorata	262		420		R. Wagner
	393			420	Leukart
	230	449			
Foetus von T. ocellata	81			410	
mit Dottersack			400		R. Wagner
Narcine dipterygia	61		130		Henle

Zahl der Säulen in einem elektrischen Organ von Torpedineen.

Species	Länge des Fisches mm	Länge des Organes mm	Säulenzahl am Rücken	Säulenzahl am Bauch	Unterschied
Torpedo ocellata	121	37	487	491	— 4
„ marmorata	216	66	469	536	— 67
„ ocellata	161	68	406		
„ „	335	98	379	404	— 25
„ „	373	114	396	426	— 30
„ marmorata	357	123	446	484	— 38
„ ocellata	405	128	404	436	— 32

Man ersieht hieraus zunächst, dass die Zahl der Säulen bei demselben Individuum an Rücken- und Bauchfläche nicht ganz gleich ist, sondern nicht unerheblich schwankt. Es ist fraglich, ob dies darauf beruht, dass Säulen innerhalb des Organes frei enden (wie es auch bei Gymnotus vorkommt). Im Sinne der Präformationslehre bleibt dagegen bei Schwankungen der Organlängen von

37—128 mm die Säulenzahl annähernd gleich. Das Gleiche ergiebt sich aus späteren vergleichenden Zählungen von Babuchin an einem 42 cm langen Mutterthier und drei Embryonen mit noch vom Dotter erfüllten Bauch von $10^1/_2$ cm Länge. An diesen war die Säulenzahl 478, 467, 443, während sie an dem ersteren 471 betrug.

Sonst wohl charakterisirte Species von Torpedineen (T. marmorata, ocellata, panthera) zeigen nur geringe, unwesentliche Verschiedenheiten der Säulenzahl, dagegen bestätigte Fritsch die schon von Henle beobachtete, auffallend geringe Grösse derselben (146) bei Astrape dipterygia und fand auch bei anderen Narcinearten sehr geringe Säulenzahlen, so bei N. tasmaniensis Neuseeland 278, N. lingula China 274, N. timlei 230, N. indica 145, Astrape capensis 147 und Temera Hardwickii 139; dagegen fanden sich ungewöhnlich zahlreiche Säulen bei einer augenfleckigen Abart von Torpedo marmorata (var. annulata). In Wien hatte Fritsch Gelegenheit, zwei Exemplare der riesigen (bis 152 cm langen) amerikanischen T. (Gymnotorpedo) occidentalis zu untersuchen und fand über 1000 Säulen (1037), so dass die Vermuthung naheliegend erscheint, den schon oben erwähnten Befund von Hunter auf ein derartiges, durch den Golfstrom an die englische Küste verschlagenes Exemplar zu beziehen. An diese grösste lebende Species schliesst sich in Bezug auf die Säulenzahl T. (Gymnotorpedo) hebetans (Lowe) an, von dem das einzige im British Museum vorhandene Exemplar, obschon nur von der Grösse einer mittleren Torpedo marmorata, 1025 Säulen zählt. Gleichfalls durch geringe Grösse und hohe Säulenzahl (895) ausgezeichnet, ist die seltene T. (Gymnotorpedo) californica von der Westküste Amerikas.

Viel grössere Schwierigkeiten scheinen der Bestimmung der Säulenzahl bei Gymnotus entgegenzustehen, was nach G. Fritsch besonders für den hinteren Körperabschnitt gilt, wo die Unregelmässigkeit der Anordnung am grössten ist. Die Totalsumme aller Säulen des grossen Organes scheint nach Fritsch's Untersuchungen sogar innerhalb ausserordentlich weiter Grenzen zu schwanken, indem sie zuweilen nach Angabe der Autoren die Zahl von 50 nicht erreicht und gelegentlich bis nahe an 100 steigt. Die grösste Säulenzahl fand sich stets bei den kleineren Individuen von Gymnotus. Ob es sich hierbei um unausgewachsene Exemplare handelte oder um Geschlechts-, Rasse- oder Artverschiedenheiten, muss zunächst unentschieden bleiben.

Von grosser theoretischer Bedeutung würde auch die genaue Feststellung der Plattenzahl in den Säulen der Organe sein; leider sind die vorhandenen Angaben hierüber wenig befriedigend. „Beim Zitteraal kommen durchschnittlich 10 Platten auf das Millimeter, und da die Organe eines mittelgrossen, 1 m langen Thieres etwa 80 cm lang sind, so ergiebt dies, abgesehen vom weitfächerigen Sachs'schen Säulenbündel, 8000 Platten hinter einander" (Du Bois-Reymond); nach Valentin nur 5150, nach Pacini gar nur 4000. „In einer 1″ englisch = 25,4 mm hohen Säule eines mittelgrossen Zitterrochen zählte Hunter 150 Platten, Leukart 180; Pacini, welcher als Säulenhöhe 40 mm maass, zählte 2000 Platten, während Valentin für mittelhohe Säulen (von 11,3 mm) nur etwa 300 Platten angiebt. Man sieht, dass gerade hier die Angaben ausserordentlich differiren, was bei der Schwierigkeit der Zählung selbst mit Zuhülfenahme der besten Conservirungsmethoden kaum Wunder nehmen kann. Nach

G. Fritsch (12 g. II. p. 1105) beträgt die Zahl der Platten in einer 13,5 mm hohen Säule von Torpedo (Fimbriotorpedo) marmorata (bei 265 mm Körperlänge) durchschnittlich 375; da das Organ 479 Säulen hatte, so betrug demgemäss die Gesammtzahl der Platten 179625; bei T. ocellata mit einer durchschnittlichen Säulenzahl von 433 (Säulenhöhe im Mittel 6,25 mm) und einer Plattenzahl von 380 stellt sich die Summe der Platten auf 164540. Es stellte sich bei diesen Messungen ausserdem noch der bemerkenswerthe Umstand heraus, „dass an den niedrigen Säulen die Platten enger zusammenstehen als an den hohen Säulen desselben Organes", so dass das Wachsthum der letzteren sich auch in dieser Hinsicht „als ein Quellungsvorgang kennzeichnet, der zum Auseinanderweichen der Platten führt", deren Dicke beim Wachsen zunimmt, wie bereits Boll fand.

Noch auf eine andere Weise lässt sich über die Zahl der Platten im Torpedoorgan Aufschluss gewinnen. Wenn, wie nicht zu bezweifeln ist, jede Faser der elektrischen Nerven als Axencylinderfortsatz einer Ganglienzelle des Lobus electricus aufgefasst werden muss, so sieht man leicht, dass zwischen der Zahl dieser und der Zahl der Platten des ganzen Organes bestimmte und gesetzmässige Beziehungen bestehen müssen. Setzt man die Gesammtzahl der Zellen gleich N, so werden dieselben durch die ihnen entsprechenden N Axencylinder, welche in je 18 Theiläste zerfallen und dabei an den Platten je 6 Ecken zu versorgen haben, $N \times \frac{18}{6} = 3\,N$ Platten innerviren. Von diesem Gesichtspunkte aus bietet daher auch die Zählung der Ganglienzellen des Lobus erhebliches Interesse. Nachdem bereits Boll einen Versuch in dieser Richtung unternommen hatte, wobei er zu der wohl zu niedrigen Zahl von 53760 Zellen gelangte, betrat G. Fritsch den bei Weitem sichereren Weg der Zählung der Axencylinder in den elektrischen Nerven, indem er Photogramme von Durchschnitten der vier Nervenstämme anfertigte und diese auszählte. Es ergab sich eine Gesammtsumme von 58318 Nervenfasern, woraus sich durch Multiplication mit 3 die Plattenzahl zu 174964 berechnet, was, wie man sieht, mit der früher mitgetheilten, durch directe Bestimmung gewonnenen Zahl 179625 hinlänglich stimmt, um die obigen Voraussetzungen berechtigt erscheinen zu lassen.

Unter den elektrischen Fischen nimmt der einen grossen Theil der Flüsse des centralen Theiles von Afrika bevölkernde Zitterwels (Malopterurus electricus), der Raâsch der Araber, insofern eine Ausnahmestellung ein, als seine mächtig wirkenden Batterien nicht aus der Umwandlung quergestreifter Skeletmuskelfasern hervorgegangen, sondern in der Haut localisirt sind, die in Folge dessen zu einer dicken, durchscheinenden, speckigen Schwarte umgebildet ist, welche den grössten Theil des Rumpfes locker umhüllt und das Thier plump und unförmig erscheinen lässt. Schon äusserlich verräth sich diese Besonderheit durch parallele Falten, welche die Haut bei seitlicher Biegung des Rumpfes wirft. Auf dem Querschnitt erkennt man leicht, dass diese Hautschwarte den eigentlichen Körper wie ein Sack umhüllt und von der Muskeloberfläche durch ein äusserst lockeres Gewebe (die sogen. Rudolphische Haut) getrennt wird, so dass

sie sich sehr leicht abziehen lässt (Fig. 257). Zwischen der eigentlichen Epidermis und der die Schwarte innen begrenzenden Sehnenhaut befindet sich eine im frischen Zustande durchscheinende, gallertige Masse von hell graugelblicher Farbe, deren Mächtigkeit nicht überall gleich ist und die nur an wenigen Stellen ganz fehlt. Durch zwei dorsal und ventral in der Mittellinie verlaufende Längsscheidewände wird (bei älteren Exemplaren) die sulzige Zwischenmasse symmetrisch in zwei den Rumpf von beiden Seiten her umfassende Halbcylinder abgetheilt, welche das eigentlich einheitliche, wiewohl bilateral symmetrische, elektrische Organ darstellen, dessen Gewicht nach Fritsch über $^1/_3$ des gesammten Körpergewichtes ausmacht. „Nach vorne reicht es seitlich bis hinter die Brustflosse, oben mit lappenartiger Ver-

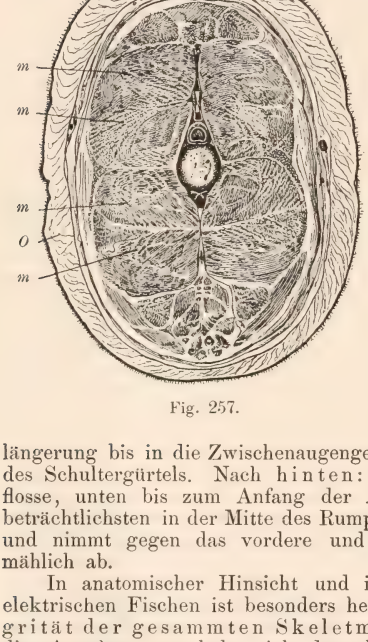


Fig. 257.

Fig. 258.

Fig. 257. Querschnitt durch den Rumpf von Malopterurus. *m* = Muskeln; *O* = Organ. (Nach G. Fritsch.)

Fig. 258. Ein Hautstückchen von Malopterurus von oben gesehen, bei Lupenvergrösserung. (Nach G. Fritsch.)

längerung bis in die Zwischenaugengegend, unten bis zum Vorderrand des Schultergürtels. Nach hinten: oben bis zum Anfang der Fettflosse, unten bis zum Anfang der Afterflosse.“ Die Dicke ist am beträchtlichsten in der Mitte des Rumpfes und etwas nach vorne davon und nimmt gegen das vordere und hintere Ende des Körpers allmählich ab.

In anatomischer Hinsicht und im Vergleich zu allen anderen elektrischen Fischen ist besonders hervorzuheben die völlige Integrität der gesammten Skeletmuskulatur, so dass Fritsch die Annahme, es habe sich das elektrische Organ auch hier aus Muskeln differenzirt, abweisen zu sollen glaubt. Da somit nur Elemente der Haut das Material zur Bildung des elektrischen Organes geliefert hat, so muss der Bau derselben etwas genauer geschildert werden.

Bei Lupenvergrösserungen fällt nach der von Fritsch (12 f) gegebenen Schilderung vor Allem der Reichthum an kleinen kegelförmigen Zotten auf, zwischen deren Basen rundliche Oeffnungen er-

scheinen, welche zu schlauchförmigen Vertiefungen im Epithel führen, gegen welche von unten her mächtig entwickelte, als einzellige Drüsen fungirende, zweikernige „Kolbenzellen“ (Fig. 259), wie sie ähnlich in der Haut anderer Fische vorkommen, andrängen und ihren Inhalt schliesslich in die benachbarten epidermoidalen Schläuche entleeren. Diese Kolbenzellen würden aber hier insofern noch ein ganz besonderes Interesse beanspruchen, als G. Fritsch ihnen vermuthungsweise „eine Gleichheit der embryonalen Anlage mit den Elementen des elektrischen Organes“ vindicirt. Bei der völligen Unkenntniss der Ontogenese des letzteren kann dies natürlich nur als eine Hypothese gelten, und muss die Entscheidung weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Ueberraschen könnte es füglich nicht, wenn die nächst den Muskeln am stärksten elektromotorisch wirksamen Elemente (einzellige Drüsen) auch ihrerseits im Stande wären, wahre elektrische Organe zu bilden. Im Uebrigen besteht die Epidermis der Haut des Malopterurus aus gewöhnlichen Epithelzellen (Stachel- oder Riffzellen) und spärlichen Becherzellen, namentlich an den Seitenflächen der Zotten.

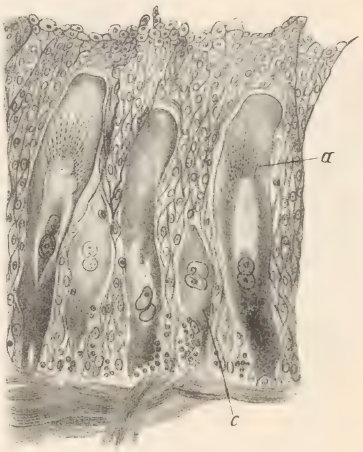


Fig. 259. Theil eines Querschnittes durch die Epidermis von Malopterurus. (Nach G. Fritsch.)

In Bezug auf den feineren Bau des Organes fällt vor Allem auf, dass eine regelmässige Aufeinanderfolge zu „Säulen“ geordneter Platten, wie bei Gymnotus, Torpedo, durchaus fehlt; ja nicht einmal mit dem unvollkommenen elektrischen Organ von Raja und seinen deutlich reihenförmig geordneten Kästchen lässt sich die der Haut von Malopterurus eingelagerte, sulzige Masse, deren Consistenz frisch etwa der des Glaskörpers oder der Wharton'schen Salze entspricht, vergleichen. Bei genauer Betrachtung erkennt man an Durchschnitten parallel der Hautoberfläche oder parallel der Axe des Fisches ein zartes Balkenwerk unter spitzen Winkeln sich kreuzender Fasern, deren rautenförmige Maschenräume graulich halbdurchsichtig erscheinen. Nach Behandlung mit härtenden Reagenzien (Alkohol, Chromsäure) treten diese Structurverhältnisse noch deutlicher hervor. Es lässt sich zeigen, dass jenes Balkenwerk („Fächernetz“, Bilharz) den Durchschnitten von zahllosen, zarten, bindegewebigen Membranen entspricht, welche senkrecht zur Axe des Fisches, durch kleine Zwischenräume von einander getrennt, neben einander laufen. Einerseits gehen sie nach aussen in die Masse der Coriumfasern über, nach innen vereinigen sie sich zur sogenannten Sehnenhaut. Auf diese Weise ist das Organ von unzähligen, unter sich paral-

lelen, sämmtlich quer auf die Axe des Fisches gestellten Scheidewänden durchzogen und in viele kleine, mit einander nicht communicirende, annähernd gleich grosse Hohlräume abgetheilt (Fig. 260). Die Axen dieser im Allgemeinen linsen- oder doppelpyramidenförmigen Fächer liegen alle parallel der Axe des Fisches; ihre Aequatorialebenen stehen daher senkrecht auf derselben, so dass die eine Wand dem

Fig. 260. Malopterurus electr. Theil eines Längsschnittes durch das Organ, die durch bindegewebige Septa begrenzten Fächer (*F*) zeigend, deren Hinterwand je eine elektrische Platte anliegt (*P*); *NP*¹ = Platte mit dem Nervenstiel. (Nach G. Fritsch.)

Kopf, die andere dem Schwanzende zugekehrt ist. Im Innern jedes Faches befindet sich „eine eigenthümliche, scheibenförmige, hautartige Ausbreitung", welche Bilharz (21) zuerst als das eigentliche elektromotorische Element und als Endausbreitung eines Nervenzweiges erkannte, die elektrische Platte, durchaus analog den nach Bau und Structur vielfach ähnlichen Gebilden der übrigen elektrischen Organe. Jede derselben liegt der Hinterwand ihres Faches dicht an, während ihre mit zahlreichen Unebenheiten versehene, freie, dem Kopfende des Fisches zugewendete Vorderfläche durch einen schmalen,

mit Gallertmasse ausgefüllten Spalt von der vorderen Wand des betreffenden Faches getrennt erscheint (Fig. 260). Von vorne gesehen, erscheint jede Platte als eine ziemlich kreisrunde Scheibe, deren Mittelpunkt eine flache Hervorragung markirt, von der mehrere radiär verlaufende, erhabene Falten entspringen, und welcher auf der Hinterfläche eine Einsenkung entspricht, aus deren Grund eine Art von Stiel entspringt, der mit der zutretenden Nervenfaser in Verbindung steht (Fig. 260 *NP'*).

Die Substanz der Platten, deren Durchmesser mit der Grösse der Thiere zunimmt, erscheint im frischen Zustand homogen und durchsichtig (Fig. 261). In regelmässigen, ziemlich weiten Abständen sind runde Kerne eingelagert, welche Babuchin für sternförmige Zellen mit zarten, haarähnlichen Ausläufern hielt. Nach Fritsch

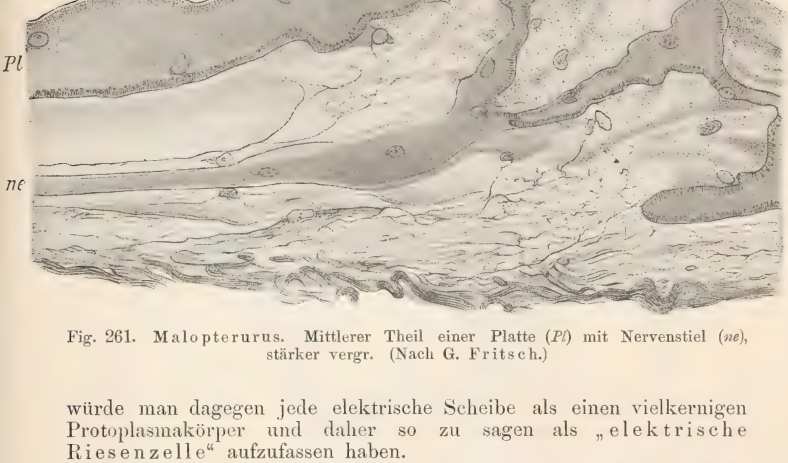


Fig. 261. Malopterurus. Mittlerer Theil einer Platte (*Pl*) mit Nervenstiel (*ne*), stärker vergr. (Nach G. Fritsch.)

würde man dagegen jede elektrische Scheibe als einen vielkernigen Protoplasmakörper und daher so zu sagen als „elektrische Riesenzelle" aufzufassen haben.

Die zuerst von Remak an den Torpedoplatten gesehene Randstreifung findet sich auch an den Scheiben des Zitterwelses und entsteht nach G. Fritsch durch eine eigenthümliche Porosität der äussersten Schicht der Plattensubstanz (Fig. 261). Die zwischen je zwei Porenkanälen stehenbleibenden „Stäbchen" erscheinen bei starker Vergrösserung wie aus Klümpchen zusammengekittet. Nach aussen ist jede Scheibe von einer cuticularen Membran umhüllt, welche sich unter Umständen an der Vorderfläche stellenweise abhebt.

Am klarsten lässt sich nach Fritsch der Aufbau des elektrischen Organes aus runden, scheibenförmigen Platten, welche, „wie Traubenrosinen an ihren Stielen", vermittels ihrer Stiele an den feinsten Nervenverzweigungen hängen, bei noch jugendlichen Exemplaren erkennen, wenn man ein Scheerenschnittchen in einer conservirenden Zusatzflüssigkeit (1 % Osmium) ausbreitet, da in diesem Falle das Zwischengewebe noch sehr wenig entwickelt ist. Man wird daraus

schliessen dürfen, dass im Embryo „die Elemente, welche zu elektrischen Scheiben werden, eine dichte Zusammenhäufung von Zellkörpern darstellen, zwischen denen eine Intercellularsubstanz nur undeutlich angelegt ist, etwa wie die Lagen einzelliger Drüsen, welche bei manchen Insekten auch im ausgebildeten Zustand der Leibeswand anlagernd gefunden werden" (Fritsch). Die für die Function so wesentliche regelmässige Anordnung wird offenbar erst später und in den peripheren Theilen des Organes thatsächlich gar nicht erreicht. Dies geht soweit, dass am hinteren Ende des Organes Platten gefunden werden, welche theilweise oder völlig flach zur Körperoberfläche liegen, also mit den normal geordneten einen rechten Winkel bilden, oder gar mit ihren Hinterflächen sich berühren. Auf derartigen Unregelmässigkeiten der Lagerung beruht auch zum Theil die von Du Bois-Reymond constatirte schwächere Wirksamkeit der hinteren Organhälfte.

Fig. 262.

G. Fritsch versuchte auch soweit als möglich über die Zahlenverhältnisse der elektrischen Platten im Organ des Zitterwelses Aufschluss zu erlangen, indem er an Schnitten aus Probestückchen von bekannter Länge solche Zählungen vornahm und durch Multiplication auf die Gesammtausdehnung des Organes übertrug. Es ergab sich zunächst, dass „die Zahl der in einer Längeneinheit des Organes enthaltenen elektrischen Scheiben, verglichen mit derjenigen eines anderen Zitterwelses, im umgekehrten Verhältniss der Organlänge beider steht", und ferner bei demselben Individuum im Endabschnitt um etwa 20 % geringer ist als im vorderen Theil. Nach Zählung und Schätzung veranschlagt Fritsch die Gesammtzahl der im Organ vorhandenen Scheiben auf über 2 000 000. „In einer Reihe hinter einander vom Kopf- bis zum Schwanzende lagen etwa 1600, in einem Querschnitt aus der Organdicke rund 3000. Bei einem mittelgrossen Zitterwels enthält ein Cubikcentimeter Organ etwa 14 000."

Wie in vieler Beziehung der feinere Bau des elektrischen Organes von Malopterurus sich abweichend gestaltet, so gilt dies auch, nur noch in erhöhtem Maasse, bezüglich der ganz eigenartigen Innervation desselben. Aus dem Anfangstheil des Rückenmarkes, in der Gegend der Verbindungsstelle des ersten Wirbels mit dem Os occipitale basilare entspringt nach unten, scheinbar aus der unteren (vorderen) Medianspalte, ein anscheinend unpaares Nervenbündel von graulicher Farbe (Fig. 262 *ne*), welches sich alsbald nach rechts und links theilt und aus drei, durch Bindegewebe dicht verbundenen Nervenpaaren besteht, den Wurzeln des zweiten und dritten N. spinalis und dem elektrischen Nerv, den Bilharz als ein neues, zwischen jenen eingeschobenes Element betrachtete, während G. Fritsch neuerdings (21) seine Zugehörigkeit zum sogenannten Seitennervensystem behauptet, zu dessen Bildung bei allen Fischen Trigeminus und Vagus die Elemente liefern. Die physiologische Bedeutung desselben liegt vor Allem in der Versorgung des bei den Fischen ja zu besonderer

Entwicklung gelangten Hautorganes mit sekretorischen und sensorischen Fasern. Der oberflächliche Theil des Seitennervensystems vom Vagus tritt, wie Fritsch gezeigt hat, beim Malopterurus oberhalb vom elektrischen Nerv dicht hinter dem Schultergürtel hervor, um auf der Muskulatur nach hinten zu verlaufen. Bei vergleichender Untersuchung des Seitennervensystemes bei dem nahe verwandten, nicht elektrischen gemeinen Wels (Silurus) zeigt sich, dass der Truncus lateralis vagi nach Verflechtung mit dem Lateralis trigemini „in zwei

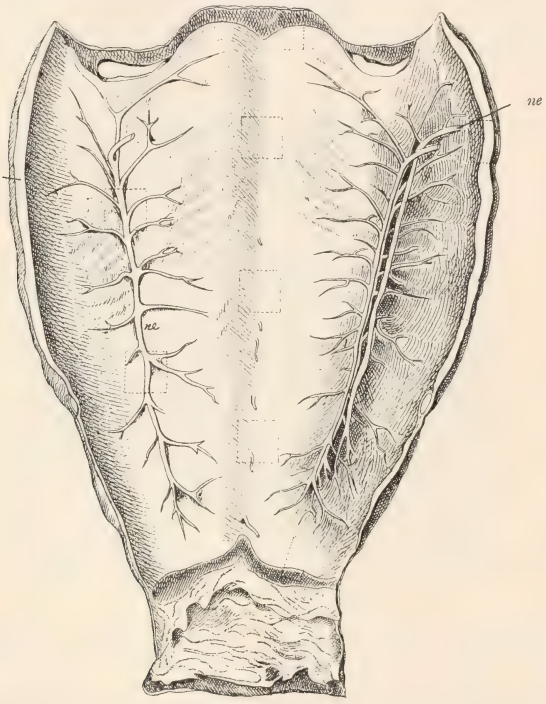


Fig. 263. Hautschwarte von Malopterurus, von innen gesehen, mit den beiden elektrischen Nerven (*ne*) und ihren nächsten Verzweigungen. (Nach G. Fritsch.)

Fascikeln hinter dem Schultergürtel hervortritt. Gleich nach dem Durchtritt sendet er einen dünnen Zweig zur Haut für die Schultergegend, dann einen stärkeren, absteigenden Zweig für die Vorderextremität und ihre Umgebung und für die Haut der Bauchgegend. Darauf sondert sich ein oberflächlicher Ast, welcher abwärts vom Seitenkanale von vorne nach hinten zieht und fünf bis sechs lange, dicht unter der Haut zur Bauchgegend absteigende Zweige aussendet.“ Alle diese Zweige der Truncus lateralis vagi fehlen nun

beim Malopterurus, und ist nach Fritsch's Ansicht an ihre Stelle der elektrische Nerv getreten, welcher demnach hier eine Nervenverzweigung vertreten würde, die bei andern Fischen sekretorischen und sensitiven Functionen vorzustehen hat.

In der That entsendet er auch unmittelbar nach seinen Austritt aus der Wirbelsäule, wie der Lateralis vagi beim Welse, einen feinen Ast zur Schultergegend und Brustflosse, um weiterhin am Innenrande des zum Schultergürtel gehenden Kopfes des Seitenmuskels, von der Arterie des elektrischen Organes begleitet, hervorzukommen. Er geht dann zwischen jenem und dem geraden Bauchmuskel nach hinten und verläuft nun in dem lockeren Bindegewebe zwischen Muskulatur und

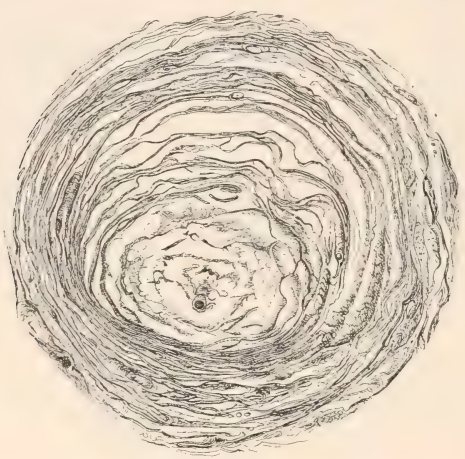


Fig. 264. Theil eines Querschnittes durch die elektrische Nervenfaser von Malopterurus. (Nach G. Fritsch.)

der Hautschwarte, von der Arterie und Vene begleitet, der Seitenlinie entlang bis gegen die hintere Grenze des Organes. Beiderseits treten zahlreiche Aeste ab, die nach kurzem Verlauf und ein- bis zweifacher Theilung plötzlich die innere Sehnenhaut des Organes durchbohren (Fig. 263).

Im mittleren Theile seines Verlaufes besitzt der elektrische Nerv eine ansehnliche Dicke, was um so bemerkenswerther ist, als es sich, wie zuerst Bilharz fand, um eine einzige kolossale, markhaltige Primitivfaser handelt, welche, aus dem Rückenmark einheitlich entspringend, sich weiterhin durch fortgesetzte Theilung in so viele Aeste und Zweige spaltet als Nerven in das elektrische Organ eindringen, bezw. als Fächer und Platten in demselben enthalten sind. Die grosse Dicke des ganzen Nerven, der sich im frischen Zustande durch seine eigenthümlich silberweise Farbe auszeichnet, rührt nun keineswegs von einer irgend auffälligen Grösse der eigentlichen

Primitivfaser her, sondern ist vielmehr durch die mächtige Entwicklung der bindegewebigen Scheiden bedingt, welche den Nerven bis in die feinsten Endverzweigungen umhüllen. Ueber die Anordnung derselben erhält man am besten Aufschluss durch die Untersuchung von Querschnitten, wie ein solcher der Stammfaser in Fig. 264 nach Fritsch abgebildet ist. Man erkennt im Innern den runden Durchschnitt des 0,008 mm dicken, von einer etwa 0,03 bis 0,012 mm breiten Markscheide umgebenen Axencylinders. Nach aussen davon folgt zunächst eine breite Zone reticulären Bindegewebes, welches Fritsch als ein Analogon der Henle-Schwann'schen Scheide auffasst (Bilharz's „innere Scheide"). Dieselbe erfüllt $^1/_{10}$ der ganzen Dicke des Stammes, die etwa 1,1 mm (!) beträgt, und lässt sich mit der Nervenfaser leicht

Fig. 265. Malopterurus. Eine der beiden Riesenganglienzellen: *ne* = Axencylinderfortsatz. (Nach G. Fritsch.)

aus den nun folgenden concentrischen Bindegewebsschichten herausschälen, welche reichlich vascularisirt sind. Wie bei jeder Theilung einer Nervenfaser der Gesammtquerschnitt der Aeste den der Stammfaser erheblich übertrifft, so ist dies natürlich auch beim elektrischen Nerv der Fall, und Fritsch berechnet, dass schon nach der Abgabe von nur 25 Zweigen der Querschnitt des Nerven über das Doppelte gestiegen ist. Obschon nun der Querschnitt des Axencylinders in den markhaltigen Endästchen von kaum messbarer Kleinheit ist, so berechnet sich doch die Summe der Querschnitte sämmtlicher Nervenansätze an den Platten, die nach Verlust der Markscheide enorm anschwellen, zu etwa 14,113 □ mm, so dass bei einem Flächeninhalt der Stammfaser von nur 40,7151 μ durch die Theilungen und

die Endanschwellung der Gesammtquerschnitt im Verlauf vom Centrum zum Organ um das 346 760 fache gestiegen wäre (!). Es dürfte dies hauptsächlich der Zunahme einer interfribrillären Zwischensubstanz zuzuschreiben sein, obschon fibrilläre Structur des Axencylinders, abgesehen vom Stiel der Scheiben, gerade hier nicht nachgewiesen ist.

An Längsschnitten des Rückenmarkes, aus der Gegend des Ursprunges der beiden elektrischen Nervenfasern, lässt sich, wie Bilharz zeigte, schon mit unbewaffnetem Auge ein kleiner rundlicher Fleck erkennen, welcher sich von der umgebenden Rückenmarksubstanz durch dunklere Färbung hervorhebt und bei mikroskopischer Untersuchung als ein multipolarer Ganglienkörper von riesigen Dimensionen erweist, dessen Axencylinderfortsatz je einen elektrischen Nerven bildet. Die beiden Ganglienkörper (Fig. 265) besitzen eine linsenförmige Gestalt, ihr äquatorialer Durchmesser beträgt bis 0,21 mm, ihr axialer etwa die Hälfte. Im Innern liegt ein grosser bläschenförmiger Kern, wie die Zelle selbst, von ellipsoidischer Form. „Der Zellenleib rundet sich gegen die Nachbarschaft nirgends mit einem geschlossenen Umriss ab, sondern verlängert sich allseitig in mächtige Protoplasmafortsätze, die sich alsbald in ganz bestimmter Weise krümmen, um etwa im Abstand des mittleren Durchmessers der Zelle um dieselbe ein lockeres Geflecht zu bilden," welches sich nach der Abgangsstelle des Axencylinderfortsatzes hin dichter gestaltet, so dass hier eine Art von durchlöcherter Platte entsteht (Fussplatte des elektrischen Nerven), von der der Nerv entspringt, der sich bald jenseits derselben mit Mark bekleidet. Es ist dieses Verhalten auch insofern bemerkenswerth, als sich daraus mit Sicherheit ergiebt, dass die Protoplasmafortsätze ganz ebenso wie der aus ihnen sich entwickelnde Axencylinder nervöser Natur sind.

II. Die allgemeinen Wirkungen des Zitterfischschlages.

Von diesen stehen naturgemäss die physiologischen im Mittelpunkte des Interesses, soweit es sich wenigstens um die kräftigen Entladungen der hoch differenzirten elektrischen Organe von Torpedo, Gymnotus und Malopterurus handelt. Die subjectiven, physiologischen Wirkungen des Fischschlages können sich, wie Du Bois-Reymond ausführt, unter verschiedenen Umständen geltend machen, wobei aber, da jede Wirkung eines thierischen oder pflanzlichen Elektromotors immer nur durch Nebenschliessung gewonnen ist, wesentlich bleibt, dass Stromcurven in genügender Dichte den menschlichen Körper entweder direct oder durch Vermittlung eines Leiters von einem Widerstande gleicher Ordnung mit den organischen Geweben, wie etwa Wasser, feuchte Nichtleiter u. s. w. treffen. Metall als Zwischenschicht, dessen Widerstand gegen den der feuchten Theile verschwindet, schützt vor Stromschleifen wegen des Kirchhoff'schen Brechungsgesetzes für den elektrischen Strom, und man kann daher, wie schon Humboldt und Gay Lussac zeigten, einen elektrischen Fisch zwischen zwei Metallschüsseln, die sich irgendwo berühren, unbehindert durch Schläge tragen, eine Thatsache, die schon der ältere Bequerel in Parallele stellte mit dem bekannten Versuch, die secundäre Zuckung von Muskel zu Nerv (Matteucci'sche Zuckung) durch Einschaltung von Blattgold oder Stanniol zwischen

dem primär zuckenden Muskel und dem Nerv des secundären Präparates zu hemmen (vergl. p. 308).

Wie die Wirkung des Schlages beim Zitterrochen am stärksten ist, wenn sich der menschliche Körper im Kreise der ganzen, hier senkrecht stehenden Säulen befindet, d. h. bei Ableitung von der Ober- und Unterseite des Fisches, so wirkt auch der Zitteraalschlag, sowie der des Zitterwelses um so gewaltiger, je weiter auseinander gelegene Punkte des Fisches berührt werden und je bessere Leitung dem Schlage geboten wird, also voraussichtlich am stärksten, wenn man das Thier in der Luft am Kopf und Schwanz hielte. Um eine Vorstellung von der Kraft der elektrischen Entladungen von Gymnotus zu geben, sei erwähnt, dass Sachs beim Anfassen eines kräftigen, 123 cm langen Zitteraales mit Kautschukhandschuhen dennoch höchst empfindliche Schläge erhielt. Der vollen Wirkung der Schläge war er einst, wie er selbst erzählt, zufällig ausgesetzt. „Er war in's Wasser gefallen und mit völlig durchnässten, anklebenden Kleidern eben herausgekommen, als er, durch seine Kautschukhandschuhe geschützt, sich bemühte, einen frisch gefangenen, über fünf Fuss langen, sich heftig sträubenden Zitteraal in eine Wanne zu werfen. Das Thier entschlüpfte, fiel ihm auf beide Füsse, so dass es mit dem Kopfe das eine, mit dem Schwanz das andere Bein berührte und verweilte so einige Secunden. In dieser Lage, wo Dr. Sachs' Beine gerade einen leitenden Bogen zwischen den Polen der Zitteraalsäulen bildeten, erhielt er eine dicht gedrängte Reihe von Schlägen, die durch keine in Betracht kommende Nebenschliessung geschwächt, bei guter Leitung durch die nassen Kleider, ihn mit unbeschreiblicher Stärke trafen. Laut aufschreiend vor Schmerz, stand er wie versteinert durch den Schreck, ohne sich des Thieres entledigen zu können," welches schliesslich entkam (Du Bois-Reymond 4 e p. 131).

Handelte es sich hier um directe Berührung des Fisches ausserhalb des Wassers, so sind die Wirkungen kaum minder stark bei „Eintauchen in die elektrische Strömung", wobei die das Wasser erfüllenden Stromcurven den menschlichen Körper treffen. Bei dieser Wirkungsart, für welche, wie leicht ersichtlich, die elektrischen Organe überhaupt eingerichtet sind, erhält, wie schon Faraday bemerkt, jeder getroffene Theil (oder thierische Körper) einen seiner Grösse ungefähr proportionalen Theil der Entladung. Schon in älteren Berichten ist unter diesen Umständen mehrfach von Hinstürzen die Rede (Du Bois-Reymond 4 e p. 132). Auch berichtet Sachs, dass von Zitteraalen geschlagene Reitthiere jedesmal stürzen, daher man beim Ueberschreiten der Caños seichte Stellen aufsucht und der vorderste Reiter vor sich mit einem Stocke ins Wasser stösst. „Wenn so aufgejagte Zitteraale das Wasser weithin mit ihren Stromcurven erfüllen, erscheinen sogleich todte Fische und Frösche an der Oberfläche."

In Bezug auf die Art der durch einen nicht zu starken Schlag bewirkten Empfindung bemerkt Sachs, dass dieselbe eine „grosse Aehnlichkeit mit kurzer Einwirkung des Schlitteninductoriums bei Anwendung sogenannter Vaguselektroden (hakenförmige Metalldrähte) besitzen. „Man hat die untrügliche Empfindung der Dauer, der oscillirenden Natur des Schlages. Auch beim Zitterwels erscheint nach Du Bois-Reymond (4 d. II. p. 619) der Schlag „nicht so trocken, wie der einer Leydener Flasche, sondern hat mehr etwas

Schwellendes; öfters unterscheidet man darin mehrere Maxima."

„Im Vergleich zu ihrer Grösse ist der Schlag der Zitterwelse überraschend heftig. Berührt man Kopf und Schwanz eines in Wasser befindlichen kräftigen Fisches mit dem Zeigefinger, so erstreckt sich der Schlag freilich nicht über das Mittelhandfingergelenk hinauf. Ergreift man ihn aber mit wohl durchfeuchteten Händen, so erhält man einen schweren Schlag bis in die Ellbogen." Ein Oeffnungsschlag bei ganz aufgeschobener secundärer Rolle mit einer Grove'schen Kette im primären Kreise, durch Handhaben unmittelbar genommen, hatte etwa gleiche Stärke wie ein „tüchtiger" Fischschlag. Von der einen Hälfte des elektrischen Organes von Malopterurus erhielt Babuchin bei Reizung der Oblongata zufällig einen so starken Schlag, „dass er einige Minuten nicht zur Besinnung kommen konnte". Babuchin macht auf den Unterschied aufmerksam, welcher zwischen den durch den Schlag von Torpedo und Malopterurus bewirkten Empfindungen besteht. Die Schläge des ersteren sind so zu sagen mehr weich, stumpf, die vom Malopterurus schärfer, mehr stechend, penetrirend; kurz gesagt, der Unterschied ist derselbe, wie zwischen den Strömen der primären und der secundären Spirale — zwischen dem Extracurrent der Haupt- und dem Oeffnungsschlag der Nebenrolle — des Inductoriums. Es genügt, mit dem Finger die Spitze eines Bartfadens vom Malopterurus zu berühren, um einen scharfen Stich im Finger zu empfinden. Bei Torpedo geschieht das nie. Du Bois-Reymond weist hierbei darauf hin, dass dies wahrscheinlich auf dem verschiedenen Modus der Innervation der Organe in beiden Fällen beruhen dürfte. „An der nur von einer Ganglienzelle innervirten Hälfte des Zitterwels-Organes trennt den Schlag der entferntesten von dem der nächsten Platte nur der sehr kleine Bruchtheil der Secunde, dessen die Innervationswelle bedarf, um die Länge des Organes zu durchlaufen. Bei dem Zitterrochen-Organ wird (dagegen) die Dauer der Entladung durch die Zeit bestimmt, deren der elektrische Lappen bedarf, um in seiner ganzen Ausdehnung erregt zu werden. Und nach dem, was wir von der Fortpflanzung des Reizes durch Gangliencomplexe, z. B. durch das Rückenmark, wissen, kann diese Zeit eine verhältnissmässig beträchtliche sein. Dass (aber) der Schlag um so schärfer, stechender, durchdringender ausfalle, je gleichzeitiger alle Platten schlagen, versteht sich wohl von selbst." Im Uebrigen macht es einen Unterschied, an welcher Stelle der Torpedo-Schlag einwirkt. Wie mir Schönlein mittheilt, erregt derselbe an der Dorsalseite der Finger und am Handrücken Schmerz, während er in der Hohlhand bloss „stösst". Bei künstlicher Reizung mit Inductionsströmen lässt sich das Contractionsgefühl der Handmuskeln immer deutlich von den Hautempfindungen sondern. Nach Schönlein wird es durch den Torpedoschlag niemals hervorgerufen; es würde daraus zu schliessen sein, dass derselbe nicht ausreicht, um durch die Haut hindurch die Muskeln zu erregen.

Faraday verglich einen mittelstarken Schlag des 1838 von ihm untersuchten 101,6 cm langen Zitteraales der Entladung einer auf's Höchste geladenen Leydener Batterie von 15 Flaschen mit einer doppelt belegten Glasoberfläche von 2,258 Quadratmeter. Unverhältnissmässig schwächer sind die physiologischen Wirkungen des Torpedoschlages, wenn man etwa von den grössten Arten (T. occidentalis)

absieht, durch deren Schlag Capitän Atwood mehrmals zu Boden geworfen wurde „wie mit der Axt gefällt".

Um den Schlag behufs genauerer Untersuchung seiner Wirkungen, seiner Stärke und Richtung auch von dem im Wasser befindlichen Fisch bequem ableiten zu können, bediente sich schon Faraday beim Zitteraal zweier sattelförmig gekrümmter Elektroden (Fig. 266), welche innen metallisch, aussen mit isolirender Substanz bekleidet, dem auf einer isolirenden Unterlage (Glasplatte) liegenden Fisch an zwei den Polen der Organe entsprechenden Stellen aufgelegt werden, so dass der Kautschukrand der Sättel der Glasplatte sich ziemlich anschloss. Die betreffenden Segmente des Fisches sind dann fast so gut isolirt wie in der Luft. Man lässt am Besten nur so viel Wasser, dass das auf dem gläsernen Boden einer flachen Wanne liegende Thier nur eben bedeckt ist. Um bei den kleineren, schwächeren Zitterwelsen auch die zwischen den Sätteln befindliche Körperstrecke möglichst zu

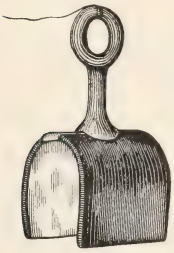


Fig. 266.

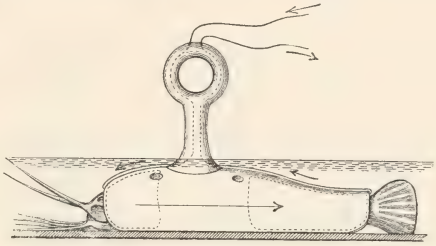


Fig. 267.

isoliren, verwandte Du Bois-Reymond (4 d. II. p. 670) Ableitungsdeckel von der Form eines Mumiensargdeckels (Fig. 267), welche, an beiden Enden mit Stanniol gefüttert, aus Guttapercha nach der Form der Thiere modellirt wurden.

Die Isolation vom umgebenden Wasser war in diesem Falle so vollkommen, dass selbst bei Anwendung der noch zu besprechenden, sehr empfindlichen Methoden zum Nachweis von Stromschleifen im Wasser solche beim Schlage bisweilen nicht zu constatiren waren. Zur Ableitung des unter Wasser befindlichen Zitterrochen endlich fand Du Bois-Reymond (4 g, h) die in Fig. 268 dargestellte Einrichtung am zweckmässigsten. Auf dem Boden eines 10 cm tiefen und 30 cm im Durchmesser haltenden Glashafens liegt ein kreisrundes, mit einer Flanellplatte bedecktes Zinkblech vom ungefähren Durchmesser der Körperscheibe ($v\,v_1$), dem ein Streif zur Ableitung nach aussen angebogen war. Auf dem Flanell liegt der Fisch. Als Ableitungsdeckel vom Rücken (Rückenschild) dient eine nach der Gestalt des Fisches gebogene Zinkplatte mit umgelegtem Rand, oberhalb lackirt, in der Mitte mit einem Holzgriff, durch welchen der andere, ableitende Draht nach aussen führt.

Auf diese Weise gelingt es leicht, den Schlag abzuleiten und ohne jede Schädigung des Thieres zu untersuchen. Ein sehr werthvolles und vielfacher Anwendung fähiges Hülfsmittel ist hierbei in der Anwendung eines Nerv-Muskel-Präparates vom Frosch gegeben,

dessen sich schon 1797 Galvani und später auch Matteucci bei Versuchen an Zitterrochen bedienten. Du Bois-Reymond construirte dann den sogenannten „Froschwecker“ (Fig. 268 *FW*), indem er durch zwei in das Wasser des Fischbehälters eingetauchte Elektroden einen Theil des durch die Wassermasse sich ergiessenden Schlages ableitete und dem Nerv des stromprüfenden Schenkels zuführte, dessen Muskel durch seine Zuckung einen Glockenschlag erzeugte, wodurch jede erfolgte Entladung des Organes mit Sicherheit angezeigt wird. Es gelingt auf diese Weise, sehr einfach und mit grösster Sicherheit die elektrische Thätigkeit eines im Wasser befindlichen Fisches stundenlang zu überwachen.

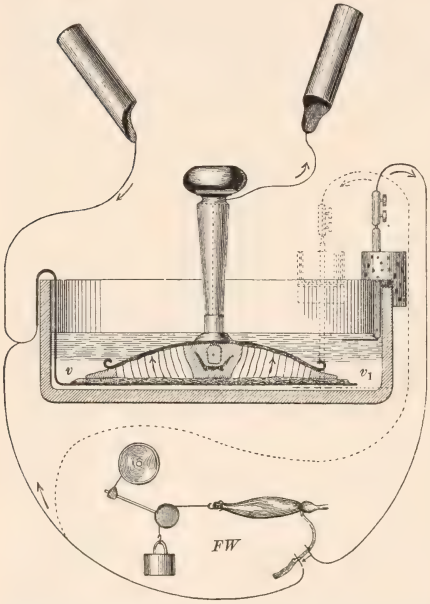


Fig. 268. Schematische Darstellung der Ableitung des Schlages von Torpedo. *FW* = Froschwecker. (Nach Du Bois-Reymond.)

Neuerdings bediente sich Schönlein (30) zu gleichem Zwecke mit bestem Erfolge des Telephons, dessen eines Ende mit einer auf dem Boden des Fischbassins liegenden Bleiplatte leitend verbunden wird, während der andere Poldraht in einer zweiten kleineren Bleiplatte endet, die ins Wasser taucht. Auch bei schwachen Thieren (Torpedo) fand Schönlein die Schläge hinreichend kräftig, um das ganze $1 \times 0{,}4 \times 0{,}3$ m messende Bassin mit telephonisch hörbaren Stromcurven zu erfüllen. Man erfährt so, dass die Thiere bisweilen auch ohne nachweisbare directe Reizung spontan schlagen, insbesondere bei Annäherung anderer Thiere, oder der Auffangeplatte. In der Regel erfolgt aber eine wirksame Entladung nur bei Berührung oder in anderer Weise vermittelter Erregung. Dabei ist wenigstens beim Zitteraal und nach Du Bois-Reymond's Erfahrungen auch beim Zitterwels der Ort der Reizung für den Erfolg keineswegs gleichgiltig. Besonders unempfindlich scheinen an dem letzterwähnten Fisch die Bartfäden zu sein, deren Reizung kaum jemals eine Entladung bewirkt. Auch in Bezug auf die erforderliche Stärke des einwirkenden Reizes machen sich grosse Verschiedenheiten bemerkbar. Bisweilen, schon auf den leisesten Eindruck reagirend, erfolgt bei Gymnotus

anderemal eine Entladung erst auf kräftiges „Picken“ mit einem spitzen Körper. Bei Herstellung von Organpräparaten von Torpedo beobachtete Schönlein in der Regel eine Entladung beim Hautschnitt, sowie beim Abtragen der Schädelkapsel, besonders wenn ein Bogengang und der Utriculus getroffen wurde. Auch die Durchschneidung der Medulla oblongata war von einem Schlage begleitet.

Die verhältnissmässig beträchtliche Dauer aller spontanen oder reflectorisch ausgelösten Entladungen prägt sich, wie schon erwähnt, nicht nur für die subjective Empfindung deutlich aus, sondern macht sich auch objectiv bemerkbar bei Anwendung der eben besprochenen Untersuchungsmethoden. Bei sehr starker Reizung wird sowohl beim Zitteraal wie auch beim Zitterwels der Hammer des Froschweckers gegen die Glocke gepresst gehalten. Beim Malopterurus lässt sich übrigens so leicht erkennen, dass er gereizt nur selten einmal schlägt. Meist erfolgen 2—3 Glockenschläge bald dicht gedrängt, bald durch einen längeren Zwischenraum getrennt. Bei telephonischer Beobachtung fand Schönlein sowohl die Tonhöhe wie den Charakter des Klanges der natürlichen Schläge von Torpedo sehr wechselnd. „Wollte man denselben irgendwie durch Buchstabensymbole ausdrücken, so müsste man jedenfalls die Vocale ae, e oder i dazu wählen, keinesfalls o oder u.“ Kurze Schläge lassen sich, wie es scheint, am besten durch ein auf verschiedene Tonhöhen gesungenes R ausdrücken. Längere Entladungen scheinen im Allgemeinen höheren Tonlagen anzugehören als kürzere.

Im Uebrigen ist die Ausdauer der Fische sehr bedeutend. Du Bois-Reymond pflegte seinen Zitterwelsen alle zehn Minuten die Ableitungsdeckel aufzusetzen und dies anderthalb bis zwei Stunden fortzusetzen. „Mit dem Uebertragen des Fisches aus dem Trog in die Versuchswanne und zurück wurde er dann 11—14mal gereizt; doch ertheilte er mindestens die zwei- bis dreifache Zahl von Schlägen. Im Laufe einer solchen Versuchsreihe ermüdete der Fisch sichtlich, er erbleichte und beantwortete das Aufsetzen des Deckels zuletzt nur noch mit einem Schlag“ (4 d. II. p. 618). Auch vom Zitterrochen ist es bekannt, „dass er minutenlang eine mehr als secundendicht gedrängte Reihe von Schlägen ertheilt“. Wie mir Schoenlein mittheilt, hat das lebendige, von Blut durchströmte Organ (Torpedo) kaum mehr als 1000 Schläge im Vorrath, sei es, dass die Entladungen spontan bei starker, fortgesetzter Reizung des Thieres erfolgen oder am Organpräparat künstlich ausgelöst werden. Ersterenfalls bedarf nachher das Thier längerer (mindestens $^1/_4$ Stunde) Erholung, um wieder schlagfähig zu werden. Das ausgeschnittene Organ zeigt dagegen (im Gegensatz zum Muskel) keine Erholung, wenn es auch nur 10 Sec. anhaltend mit tetanisirenden Inductionsströmen gereizt wird. Sachs' Zitteraale zeigten sich elektrisch unermüdlich. Man konnte ohne sonderliche Schwächung 200—300 Schläge von ihnen nehmen; ein Thier, welches im Laufe einer Stunde schätzungsweise 150 mal geschlagen hatte, sandte noch immer eine kräftige Erschütterung durch eine Kette von acht Personen, deren Endglieder es an Kopf und Schwanz berührten (Du Bois-Reymond 4 e p. 256).

Wie schon erwähnt, war bereits Cavendish (1776) durch das Studium von untergetauchten Modellen des Zitterrochens, die mit einer Leydener Batterie verbunden waren, zu im Wesentlichen richtigen Anschauungen über die Vertheilung der Spannungen an der

Oberfläche und im umgebenden Wasser gelangt, von der die beistehende schematische Zeichnung (Fig. 269) eine Vorstellung giebt. Die vervollkommneten physikalischen Hülfsmittel, insbesondere die Einführung des Galvanometers in die Untersuchungsmethodik, gestatteten später Colladon und vor Allem Du Bois-Reymond, die Resultate von Cavendish in wesentlichen Punkten zu berichtigen und zu ergänzen (4 g, h p. 193). Colladon stellte 1831 in Bezug auf

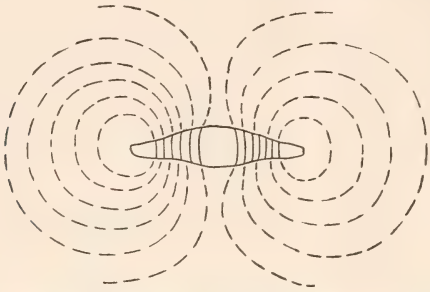


Fig. 269. Schema der Stromvertheilung ausserhalb des Körpers von Torpedo. (Nach Cavendish.)

die Spannungsvertheilung beim Schlag an der Oberfläche des in der Luft befindlichen Zitterrochen, sowie die Richtung und Stärke der daraus resultirenden Ströme folgende drei Sätze auf:

1. „Alle Punkte des Rückens sind positiv gegen einen beliebigen Punkt des Bauches. Die Stromstärke nimmt ab in dem Maasse, wie jene Punkte weiter vom Organ liegen; am Schwanz ist sie fast ganz Null."
2. „Zwei assymmetrische Punkte des Rückens oder zwei solche Punkte des Bauches geben fast stets einen Strom am Galvanometer: der den Organen nähere Punkt ist am Rücken positiv, am Bauche negativ."
3. Bei Berührung zweier symmetrischer Punkte des Rückens oder des Bauches erhält man keine Galvanometerablenkung."

Da die Säulen, deren elektromotorische Kraft mit der Plattenzahl wächst, von dem medialen Rande des Zitterrochenorganes nach dem seitlichen hin um etwa 0,6 mm an Höhe abnehmen, so erscheint es ohne Weiteres klar, weshalb man an dem in der Luft befindlichen schlagenden Fisch im Sinne von Colladon und Matteucci einen Strom zwischen medialen und seitlichen Punkten erhält, am Rücken von jenen zu diesen, am Bauche umgekehrt. Wären an den beiden Organen alle Säulen gleich hoch, die Organe ausserdem nach der Medianebene verschoben und dort mit einander verschmolzen, dann würde die Mitte der Medianlinie am Rücken am positivsten, am Bauche am negativsten sein. „Denkt man sich, dass die Organe wieder auseinander rücken, so müssen, wie Du Bois-Reymond gezeigt hat, an jedem Organ die positivsten und negativsten Stellen je nach dem Abstande der Organe eine mittlere Lage zwischen dem medialen Rande und der Mitte annehmen." Es würden daher auch

bei gleicher Höhe aller Säulen Spannungsdifferenzen am Rücken und Bauche in gleichem Sinne, wenn auch schwächer, vorhanden sein müssen. Dagegen hat die Abnahme der Säulenhöhe nach dem Rande hin zur Folge, dass die Stellen grösster Positivität und Negativität an den medialen Rändern der Organe liegen. Es giebt daher, wie Du Bois-Reymond zeigte, am Rücken des Zitterrochen auch Ströme von diesen Rändern nach der Medianlinie und am Bauche umgekehrt von dieser zu jenen. Die beistehende Fig. 270 zeigt den Verlauf der Stromcurven an einem Diagramm des Fisches nach Du Bois-Reymond. Man sieht, dass dieselben „nicht bloss aus den sogenannten Polflächen ausstrahlen, sondern auch die Seitenflächen der Organe schneiden. Sie verlaufen dann sowohl nach innen wie nach aussen durch den Körper des Fisches und füllen weiterhin den Raum aus".

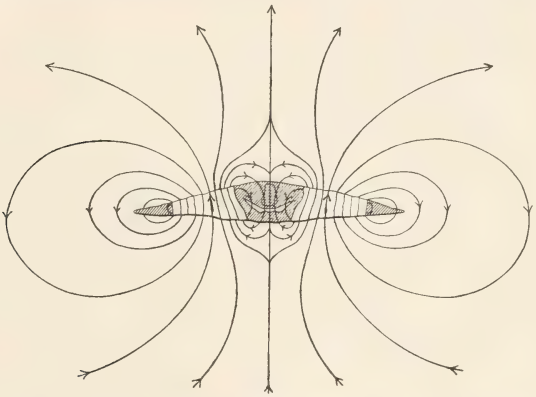


Fig. 270. Schema der Stromvertheilung ausserhalb des Körpers von Torpedo. (Nach Du Bois-Reymond.)

Mit Rücksicht auf die Frage der Immunität der Zitterfische gegen ihre eigenen Entladungen ist es bemerkenswerth, dass „die Ströme, welche am Rücken von den medialen Rändern der Organe nach der Medianlinie und am Bauche umgekehrt von dieser zu jenen Rändern fliessen, nothwendig den Weg durch Hirn und Rückenmark nehmen, und da dies die kürzeste Bahn zwischen den wirksamsten Theilen beider Organe ist, so giebt es am Zitterrochen keine stärkeren Ströme" (Du Bois-Reymond).

Alle diese Erscheinungen konnte Du Bois-Reymond auch an künstlichen Modellen nachahmen, indem er Serien von Zink-Platin-Elementen nach Art elektrischer Platten gruppirte und dieselben plötzlich in Wasser versenkte, in dem sich nun die Ströme nach Art des Schlages ausbreiteten und in entsprechender Weise abgeleitet wurden.

Auch bei Ableitung von symmetrisch gelegenen Punkten der Rücken- oder Bauchfläche erhielt Du-Bois-Reymond an seinen

Fischen Ablenkungen beim Schlage, was wohl auf ungleich starker Innervation beider Organe beruhen dürfte.

Beim Zitterwels stellte Du Bois-Reymond fest, „dass bei der Entladung jeder dem Schwanze nähere Punkt des Organes sich positiv gegen jeden dem Kopf näheren verhält, gleichviel wo der Punkt am Umfang eines bestimmten Querschnittes des Fisches liegt, ob an Rücken, Seite oder Bauch", so dass also die Polflächen des Organes, wie auch beim Zitteraal, am Kopf und am Schwanz liegen.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass die Richtung des normalen Schlages der Zitterfische stets senkrecht auf die Ebene der Platten ist. Beim Zitterrochen, wo bei normaler Lage des Thieres die letzteren horizontal liegen, erfolgt demgemäss der Schlag zwischen Rücken und Bauch, beim Zitteraal dagegen, in dessen Organen die Platten im Allgemeinen senkrecht auf die Längsaxe, d. h. in der Querebene des Thieres liegen, verläuft der Schlag in der Längsrichtung zwischen Kopf und Schwanz und ebenso ist es beim Zitteraal, dessen Platten eine entsprechende Lagerung zeigen.

Eine sehr bemerkenswerthe Regel schien sich anfänglich aus dem schon von Pacini bemerkten Umstand zu ergeben, dass die Nervenverbreitung beim Zitterrochen und Zitteraal immer an jener Fläche der Platten erfolgt, welche beim Schlagen negativ wird, d. h. bei Torpedo an der unteren, beim Gymnotus an der hinteren. Bei dem letzteren hatte schon Faraday durch Jodkalium-Elektrolyse den Nachweis geliefert, „dass jeder Punkt des im Wasser befindlichen Fisches oder seiner nächsten Umgebung sich negativ verhält gegen jeden am Fisch davor und positiv gegen jeden dahinter gelegenen, ferner dass die Wirkungen um so stärker sind, je weiter auseinander gelegene Punkte man berührt, während sie bei Ableitung symmetrisch zur Sagittalebene verschwinden". Es wird dies verständlich, wenn im Augenblick des Schlages die vorderen Flächen aller elektrischen Platten positiv, die hinteren negativ sich verhalten, wie Du Bois-Reymond auch an einem untergetauchten Säulenmodell aus zusammengelötheten Platin-Zink-Elementen zeigte (4 d. II. p. 683). Der Strom wird demnach die Organsäulen selbst im Allgemeinen aufsteigend (in „positiver" Richtung), d. h. vom Schwanze kopfwärts durchsetzen.

Da sich Bilharz überzeugt zu haben glaubte, dass auch beim Zitterwels der Nerv an die hintere Fläche jeder einzelnen Platte tritt, so schloss er ohne Weiteres, dass die Schlagrichtung der des Zitteraales entsprechen würde, ohne jedoch den Versuch wirklich anstellen zu können. Du Bois-Reymond zeigte dann, dass entgegen der Erwartung der Schlag im Organe des Zitterwelses unabänderlich vom Kopfe nach dem Schwanz gerichtet ist, also entgegen der Pacini'schen Regel. Dasselbe gilt übrigens auch für Raja.

Es wurde schon Eingangs dieses Capitels erwähnt, dass es bereits Faraday gelungen war, sämmtliche von ihm aufgestellte Wahrzeichen einer echten elektrischen Entladung mit Ausnahme eines einzigen am Schlage der Zitterfische (Gymnotus) nachzuweisen. Physiologische Wirkung, Ablenkung der Magnetnadel, Magnetisirung, Funken- und Wärmeerzeugung, Elektrolyse, Anziehung und Abstossung waren zu erreichen; nur die Leitung durch heisse Luft (die Flamme) schien unmöglich, eine Thatsache, die schon Cavendish aufgefallen war und die er vergeblich zu erklären versucht hatte. Wie Du Bois-

Reymond in der Folge gezeigt hat, handelt es sich hier um eine Erscheinung, die nur ein besonderer Fall der allgemeinen Thatsache ist, dass, ungeachtet der unter Umständen enormen Stärke der Entladungen der Zitterfische, dieselben doch unfähig sind, selbst nur geringe, der Abgleichung entgegenstehende Hindernisse zu überwinden. Dies äussert sich unter Anderem auch in dem Umstande, dass es bei Torpedo und Malopterurus nur selten gelingt, sogenannte Entladungs- und Schliessungsfunken durch den Schlag zu erhalten, während es dagegen leicht ist, Trennungsfunken zu erzielen. Ersterenfalls ist zwischen feststehenden oder einander sich nähernden, metallischen Spitzen eine Lücke da, welche der Strom bei seiner Entstehung überspringt, im letzteren Falle dagegen wird ein Kreis, in welchem der Strom fliesst, unterbrochen. Du Bois-Reymond bediente sich bei seinen Versuchen am Zitterwels eines Funkenmikrometers, an welchem zwei Platinspitzen einander bis auf 0,01 mm genähert werden konnten, oder ritzte in aufgeklebte Stanniolstreifen Spalte, welche sogar nur 0,0033 bis 0,0050 mm breit waren. Doch gelang es nie, bei mikroskopischer Beobachtung im Dunkeln einen Entladungsfunken zu sehen, obschon ein auf der Zunge ganz unmerklicher, inducirter Strom eines Schlittenapparates noch bei 90 mm Rollenabstand jene Spalte unter Funkenbildung übersprang.

Dagegen haben Santi-Linari und Matteucci am Zitterrochen, Faraday beim Zitteraal und Du Bois-Reymond beim Zitterwels Trennungsfunken gesehen, wenn bei Reizung des abgeleiteten Fisches Quecksilber gegen eine Platinspitze geschwenkt, oder eine Feile über eine andere geschleift, oder endlich ein Zahnrad an einer Feder vorbeigedreht wurde. Durch geeignete Anwendung des Froschunterbrechers lässt es sich erzielen, dass der Stromkreis durch die Zuckung des Froschschenkels jedesmal etwa auf der Höhe des Schlages geöffnet wird, wobei der Trennungsfunke mit Sicherheit zu beobachten ist. Entladungsfunken zu sehen ist nur am Zitteraal mehrfach gelungen. Schon 1773 erhielt Hugh-Williamson in Philadelphia den Schlag durch eine Lücke im Kreise, deren Weite er gleich der Dicke von double post paper setzt, doch sah er nicht den Funken. Walsh dagegen konnte, wie Du Bois-Reymond (4 e p. 158) mittheilt, „dem 1775 aus Guayana nach London gebrachten Zitteraal den Entladungsfunken in einem Stanniolspalt so sicher entlocken, dass er ihn mehr als 40 Mitgliedern der Royal Society zehn- bis zwölfmal nacheinander zeigte“. Auffallenderweise ist es dagegen Sachs nicht geglückt, den Schliessungs-(Entladungs-)Funken in einem Stanniolspalt von 0,1 mm zu sehen. Unter diesen Umständen kann es auch nicht verwundern, dass der Zitteraalschlag auch nicht durch verdünnte Luft geht und etwa eine Geissler'sche Röhre zum Leuchten bringt.

Die Erklärung aller dieser, auf den ersten Blick auffallenden Thatsachen ergiebt sich nun, wie Du Bois-Reymond (l. c. p. 161) gezeigt hat, einfach daraus, dass, wie schon erwähnt wurde, die Ströme der Zitterfische, wie überhaupt aller thierischen Elektromotoren, immer nur durch Nebenschliessung gewonnen sind. „Von zwei gleich starken Strömen, A und B, welche in zwei gleich widerstehenden Leitern fliessen, von denen aber A einem unverzweigten Kreise angehört, B durch Nebenschliessung gewonnen ist, wird durch Hinzufügen eines gleichen Widerstandes zum Widerstand der Leiter B

mehr geschwächt wie A, und zwar in um so höherem Grade, je grösser der Widerstand der übrigen Leitung ist."

„Bietet man also dem Zitterfischschlag eine gute metallische Leitung, so entwickelt sich darin ein gewaltiger Strom, der, rechtzeitig unterbrochen im ersten Augenblick eine Lücke trifft, kleiner als man sie zwischen feststehenden Metallen herstellen kann, und vollends unterstützt durch Induction, diese Lücke leicht in Funken überspringt. Ist dagegen schon eine Lücke im Versuchskreise da, wie klein man sie auch mache, so begiebt sich gar kein Stromzweig in den Kreis, welcher sie zu überspringen vermöchte. Es ist also täuschender Anschein, dass der gewaltige Zitterfischschlag unfähig ist, die Lücke zu überspringen, denn in Wahrheit verhindert vielmehr die Lücke die Entwicklung des Stromzweiges, der nur bei guter Leitung als gewaltiger Schlag erscheint. Der gewaltige Schlag, von dem man das Ueberspringen der Lücke erwartet, ist im Falle der Lücke gar nicht vorhanden" (innerhalb gewisser Grenzen der Spaltweite).

Aus dem Angeführten ergiebt sich auch die Regel, bei allen Versuchen an Zitterfischen, wo es auf Stärke der Wirkung ankommt, den äusseren Widerstand im ableitenden Bogen möglichst zu verkleinern. Interessant ist, worauf Du Bois-Reymond zuerst aufmerksam machte, die Anpassung der verschiedenen elektrischen Organe an das Mittel, in dem sie wirken sollen. „Die auf Seewasser berechneten Zitterrochenorgane durften keinen grossen inneren Widerstand haben, konnten aber mit geringerer Kraft auskommen; sie sind bei grossem Querschnitt kurz. Die auf Süsswasser berechneten Organe des Zitterwelses und Zitteraales durften grösseren inneren Widerstand haben, brauchten aber auch grössere Kraft; sie sind bei kleinem Querschnitt lang."

Es ist von principiellem Interesse, dass es, wie Du Bois-Reymond zeigte, leicht gelingt, durch den Fischschlag einen Entladungsfunken zu erzielen, wenn man die Induction zu Hülfe nimmt, und jenen durch die Hauptrolle eines Rumkorff'schen Inductoriums leitet. Befindet sich dann im secundären Kreise ein Funkenmikrometer, so sieht man regelmässig zwei Funken, einen grösseren und unmittelbar darauf einen kleineren überspringen. Am Zitterrochen konnte Armand Moreau (Du Bois-Reymond 4d p. 628) auch die elektroskopische Anziehung und Abstossung durch den Schlag zeigen, indem er an Stelle der Platinspitzen des Funkenmikrometers zwei gebogene Kupferdrähte setzte, von deren Enden zwei Goldblättchen herabhingen. „Bei 3 mm Abstand war ihre Bewegung im Augenblicke des Schlages zweifelhaft, bei 2 mm Abstand zogen sie einander deutlich an, bei (noch) kleinerem Abstande flogen sie zusammen, eine prachtvolle grüne Feuererscheinung leuchtete auf und liess die Blättchen zusammengeschmelzt zurück."

Vielfach bediente man sich auch der Jodkaliumelektrolyse an Stelle des Multiplicators, um über die Richtung des Fischschlages und die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche Aufschluss zu erhalten. Es wird dabei einfach der Schlag durch zwei ausgeglühte Platinspitzen einem Fliesspapierstreifen zugeführt, welcher mit gesättigter Jodkaliumlösung getränkt ist. Du Bois-Reymond (4e p. 163 und 7) stiess hierbei auf die paradoxe Erscheinung, dass durch die Entladung des Zitterwelses und, wie er später fand, auch

des Zitterrochen unter beiden Spitzen ein Jodfleck entstand, allerdings ersterenfalls gewöhnlich stärker unter der dem Schwanz entsprechenden Spitze. Etwas Aehnliches hatten früher weder John Davy und Matteucci am Zitterrochen, noch Faraday, Schönbein und Andere am Zitteraal bemerkt, an welch' letzterem auch Sachs die Erscheinung vermisste.

Da hierdurch die Möglichkeit eines Hin- und Hergehens des Schlages nahegelegt wurde, so schien eine eingehendere Untersuchung erwünscht. Dabei ergab sich nun sofort, dass der „secundäre" Jodfleck unter der negativen Spitze auch durch einzelne Inductionsschläge erzeugt wird, wenn, wie es in der Regel der Fall ist, der Kreis nach Aufhören des Stromes noch geschlossen bleibt. Er ist hier zweifellos verursacht durch den „entgegengesetzten Strom der Ladungen, welche die in Jodkaliumlösung tauchenden Platinspitzen unter dem Einfluss des Inductionsstromes angenommen haben". „Ganz ähnlich, wie in einem Inductionskreis, ist der Vorgang bei dem Fisch. Unmittelbar, nachdem er geschlagen, bleibt der Kreis noch einige Augenblicke geschlossen, wie schnell man auch die Sättel aus dem Wasser ziehe, was man besonders rasch zu thun übrigens gar keinen Grund hat. Während dieser Zeit muss ein secundärer Strom in umgekehrter Richtung des Fischstromes kreisen, welcher nicht allein von den Ladungen der in Jodkaliumlösung tauchenden Platinspitzen, sondern auch von denen der Platinsättel herrührt. Dieser secundäre Strom muss unstreitig auch unter der früheren Kathode, der neuen Anode, einen entsprechenden Jodfleck erzeugen" (4 d p. 651 f.). Dass durch den Fischschlag in der That, wie ja kaum zu bezweifeln, eine nachweisbare Polarisation der Elektroden erfolgt, hat Du Bois-Reymond durch besondere Versuche nachgewiesen. Es wurde hierbei in geeigneter Weise (durch den Froschunterbrecher) der Schlagstrom von der Bussole durch eine Nebenschliessung abgeblendet, welche man, um die Polarisation sichtbar zu machen, nur so bald als möglich nach dem Schlag wegzuräumen hat.

Unvergleichlich viel geringfügiger, als bei den bisher besprochenen eigentlichen Zitterfischen, sind die elektrischen Wirkungen bei den früher als „pseudoelektrisch" bezeichneten Arten (Raja und Mormyrus), wo, wie bei Muskeln, im Allgemeinen nur das Galvanometer sicheren Aufschluss giebt. James Stark (vergl. 32) wurde zur Entdeckung der elektrischen Organe der Rochen durch die Aussage der Fischer geführt, dass man beim Anfassen des Schwanzes eines lebendigen Rochen einen elektrischen Schlag erhalte. Mittels des Galvanometers ist es nun in der That leicht, sich von der ziemlich energischen Wirkung der Organe zu überzeugen. Spannt man einen lebendigen Rochen mit der Bauchseite nach unten auf ein entsprechend geformtes Brett (von der Form eines Schlagnetzes), taucht man dann den Rumpf in Seewasser, so dass nur der Schwanz dem Griffe des Brettes entsprechend hervorragt, so kann man hier leicht zwei unpolarisirbare Elektroden, den Enden der Organe entsprechend, anlegen. Während der Ruhe beobachtet man in der Regel nur eine unerhebliche oder gar keine Spannungsdifferenz. Dagegen erfolgt ganz regelmässig bei mechanischer Reizung der Rückenhaut eine Entladung von solcher Stärke, dass selbst nur ein kleiner Bruchtheil ($^1/_{100}$) des Stromes genügt, um die Scala aus dem Gesichtsfelde zu treiben (Burdon-Sanderson und Gotch 13 c). In dem angelegten Bogen fliesst derselbe von dem hinteren zum vorderen Ableitungspunkt, im Organ selbst daher

umgekehrt von vorn nach hinten. Bei den Mormyriden fliesst, wie Fritsch (12 i) feststellte, der elektrische Strom im Körper des Fisches vom Schwanz zum Kopf, verhält sich daher ebenso wie bei Torpedo und Gymnotus. Exemplare von 15 und 20 cm Länge bewirken, wie Babuchin bemerkt, „kaum merkliche Zuckungen angelegter, stromprüfender Froschschenkel, während Fische von 40 und 50 cm maximale, sprungartige Zuckungen hervorrufen und auch für den Menschen wahrnehmbar sind, wenn auch nicht deutlicher, als von einer 10 cm langen Torpedo". Bei kräftigen, ausgesuchten Thieren konnte Fritsch mittels des Froschweckers bereits Entladungen constatiren, wenn die ins Wasser des Behälters getauchten Elektroden dem Fisch nur bis auf 20—30 cm genähert wurden, ohne ihn selbst zu berühren.

Schon A. v. Humboldt hat auf die Möglichkeit einer nur partiellen Entladung der elektrischen Organe hingewiesen, indem er sich auf die Beobachtung berief, dass von zwei dem Gymnotus in nur 10—12 mm Abstand aufgesetzten Metallstäben nur der eine den Schlag aufnahm, der andere nicht. C. Sachs legte an vier verschiedenen Stellen eines aus dem Wasser genommenen Zitteraales vier Krötenschenkel. Bei starken Schlägen zuckten alle vier. Wurden aber schwache Schläge durch Picken der Haut des Schwanzes erzeugt, so zuckten nur die hinteren Präparate. Bei Berücksichtigung der Innervationsverhältnisse der Organe des Gymnotus werden „Streckenentladungen" (Du Bois-Reymond) derselben leicht verständlich, während es ebenso klar erscheint, dass das Zitterwelsorgan immer nur als Ganzes fungiren kann. Einen auffallenden Unterschied in Bezug auf die Stärke des Schlages fand C. Sachs an der vorderen und hinteren Hälfte des Gymnotus, und zwar im gleichen Sinne wie vorher schon Du Bois-Reymond am Zitterwels (4 d p. 630), wo die vordere Hälfte viel stärkere Ablenkungen der Bussole erzeugte als die hintere (etwa im Verhältniss von 11 : 6). Da dieser Unterschied, wie Du Bois-Reymond gezeigt hat, mit wachsendem Widerstand des Versuchskreises verschwindet, so liegt wenigstens beim Zitterwels kein Grund vor, eine verschiedene elektromotorische Kraft beider Hälften anzunehmen. Der von vorn nach hinten abnehmende Querschnitt des Fisches (beziehungsweise der Organe) und die dadurch bedingte Widerstandszunahme in derselben Richtung erklärt das beobachtete Verhalten zur Genüge. Beim Gymnotus kommt freilich noch der Umstand in Betracht, dass wahrscheinlich die hinten gelegenen, weitfächerigen Säulen des Sachs'schen Bündels anders elektromotorisch wirken als die engfächerigen.

Unter allen Umständen wächst hier der Schlag mit der Länge des Fisches, so dass sich die Frage erhebt, ob dies auf einer Abnahme des Widerstandes oder auf einem Wachsen der Kraft, oder auf Beidem beruht. Wie sich aus einer Vergleichung der Länge und des Gewichtes verschiedener Exemplare ergiebt, wachsen die Zitteraale stärker in die Länge als in die Dicke, so dass ihr Querschnitt vergleichsweise um so kleiner wird, je länger sie werden. Da man annehmen darf, dass sich die elektrischen Organe dabei ebenso verhalten werden, so nimmt ihr Widerstand dem entsprechend langsamer ab, als wenn die Organe bei ihrem Wachsen sich ähnlich blieben, oder er wird vielleicht sogar grösser werden. Jedenfalls muss die grössere Stärke des Schlages längerer Fische auf eine Zunahme der Kraft

bezogen werden und kann nicht auf Abnahme des Widerstandes beruhen (Du Bois-Reymond).

Die anatomischen Verhältnisse der Innervation der elektrischen Organe bei den verschiedenen Zitterfischen lassen auch in Bezug auf das Zustandekommen spontaner (willkürlicher) und reflectorischer Entladungen beträchtliche Unterschiede erwarten. „Vom Zitterrochen liess sich vorhersehen, dass er nach Zerstörung des Lobus electricus oder der zu ihm führenden sensiblen Nervenbahnen nicht anders mehr schlagen könne, als auf Reizung der elektrischen Nerven oder des Lobus electricus selber", und ebenso dürfte beim Zitterwels das Vermögen spontaner und reflectorischer Entladungen an das Erhaltensein der beiden Riesenganglienzellen geknüpft sein. Dagegen gestalten sich offenbar die Innervationsverhältnisse der Organe beim Gymnotus mehr analog der Muskelinnervation der Fische überhaupt. Humboldt hatte gefunden, dass man vom geköpften Zitteraal keinen Schlag mehr erhält, so dass, wenn man ein Thier mitten durchhaut, nur noch die vordere Hälfte schlägt, und auch die Erfahrungen von C. Sachs schienen diese an sich auffallende Angabe zu bestätigen. Gleichwohl erhielt er in einzelnen Fällen vom kopflosen Rumpfe „gewaltige Reflexschläge", die sich sowohl fühlbar machten, wie auch durch starke Bussolausschläge äusserten. Die Wirkungslosigkeit in der Mehrzahl der Fälle erklärte er daraus, „dass durch Reflex immer nur kleinere Abschnitte der Organe gleichzeitig in Thätigkeit gesetzt werden, wie auch beim gewöhnlichen geköpften Aal auf örtliche Hautreizung nur mehr örtliche Muskelzusammenziehungen erfolgen. Doch erscheint noch eine genauere Untersuchung dieser Streckenentladungen mittels aufgelegter Froschschenkel erforderlich.

Sehr charakteristisch und allen Erwartungen entsprechend gestaltet sich dagegen das Resultat der Strychninvergiftung, deren Wirksamkeit schon Matteucci und Boll am Zitterrochen erprobt hatten. Auch Marey bediente sich des Strychnins, um leicht und sicher reflectorische Entladungen am Zitterrochen zu erhalten, und hat den zeitlichen Verlauf des elektrischen Strychnintetanus graphisch aufgeschrieben. Um die Thiere zu vergiften, löste er das Gift im Seewasser ihres Behälters auf. Am Zitteraal beobachtete Sachs nach Injection von Strychnin mächtige Krämpfe, begleitet von oft wiederholten Einzelentladungen. Die Reflexerregbarkeit war aufs Höchste gesteigert. „Leisestes Klopfen auf den Rand der dicken Holzwanne rief reflectorische Zuckung und Entladung hervor."

III. Der Schlag bei künstlicher Reizung der elektrischen Nerven und der Centralorgane.

Wie aus der Berücksichtigung des anatomischen Baues unmittelbar hervorgeht, sind unter den elektrischen Fischen der Zitteraal, sowie Raja und Mormyrus am wenigsten geeignet für indirecte Reizversuche der Organe, indem die anatomische Anordnung der noch überdies sehr kurzen elektrischen Nerven der Herstellung von Nerv-Organ-Präparaten grosse Schwierigkeiten bereitet. „Am Zitterwels legt ein Schnitt, bei welchem kaum ein Tropfen Blut zu fliessen braucht, in langer Strecke beide Nerven bloss, welche gleichsam von der Natur präparirt sind. Aus dem Organ lassen sich mit der Scheere regel-

mässige Streifen von beliebiger Länge und Breite schneiden, welche, aussen durch Haut, innen durch Fascie begrenzt, ihre Gestalt vorzüglich bewahren." Auch am Zitterrochen gelingt es, wiewohl nicht ohne grösseren Eingriff, die vier vom Gehirn zum Organ ziehenden Nerven zu präpariren und der Reizung zugänglich zu machen; dagegen treten beim Zitteraal jederseits vom Rückenmark gegen dritthalbhundert Nerven an das Organ, „zu kurz, um ihrer eine grössere Anzahl zu einem Bündel zusammenzufassen und, jeder einzelne eine zu kurze Strecke des Organes beherrschend, um sich mit deren einem begnügen zu können". (Du Bois-Reymond 4e p. 187.)

Um an Torpedo die nöthigen Präparationen unter gleichzeitiger Controle der Thätigkeit der Organe vorzunehmen, empfiehlt Schönlein (30) das Thier auf eine flache Schüssel aus Zink zu legen und die Rückenhaut über dem Organ mit einer zweiten, entsprechend zugeschnittenen Zinkplatte zu bedecken; ein mit beiden Belegungen verbundenes Telephon giebt Nachricht über etwa erfolgte Entladungen. Nach Durchschneidung der Medulla oblongata und Ausbohrung des Rückenmarkes bietet dann die einfache Blosslegung der elektrischen Nerven keine erheblichen Schwierigkeiten. Etwas umständlicher ist schon die Darstellung eines nur aus beiden Organen und ihren zugehörigen Nerven bestehenden Präparates.

Vom Charakter, der Tonhöhe und Klangfarbe des natürlichen Torpedoschlages bei telephonischer Beobachtung war bereits oben die Rede. Es ist dabei vor Allem beachtenswerth, dass derselbe nicht nur für den Gefühlssinn, sondern auch für das Ohr im Wesentlichen denselben Charakter darbietet, wie eine rasche Folge von Inductionsströmen, so dass es bei elektrischer Reizung des Thieres bisweilen nicht leicht ist, im Telephon die auslösenden, stets hörbaren Ströme von dem ausgelösten Schlage zu unterscheiden. Dies ist aber in Folge einer ausserordentlich auffallenden Verschiedenheit der Klangstärke stets leicht möglich, wenn bei gleichem Rollenabstand die Elektroden bald einem der elektrischen Nerven, bald dem blossgelegten Lobus electricus angelegt werden. Letzterenfalls schwillt der Ton plötzlich „zur Stärke des Trompetenschalles an". Bei schwacher Reizung und Anwendung des akustischen Stromunterbrechers hört man dann häufig einen Ton von gleicher Höhe aber anderer Klangfarbe. Bei öfters wiederholter Reizung kann die Tonhöhe wechseln, und zwar während der Reizung in ganz continuirlichen Uebergängen. Auch die elektrische Reizung der vor dem Lobus gelegenen Hirntheile bewirkt gewöhnlich einen Schlag, dessen Klang dem der Spontanentladungen entspricht, also mit der Frequenz der Reizungen keine Uebereinstimmung zeigt. Wie F. Röhmann (29) fand, scheint im Lobus electricus von Torpedo in gewissem Sinne eine Art von Localisation, d. h. eine bestimmte Gruppirung und Anordnung der Ganglienzellen, gegeben zu sein, indem von bestimmten Stellen des Lobus aus nur begrenzte Theile des Organes erregt werden können.

Als charakteristisch für jede spontane (willkürliche) oder reflectorische Entladung eines elektrischen Organes darf es gelten, dass sie wie die willkürliche Muskelcontraction discontinuirlich ist und aus einer dicht gedrängten Reihe von kurzen Stromstössen („Flux electrique", Marey) besteht, deren jeder einem elementaren Erregungsimpuls entspricht,

aus welchen sich eine tetanische Muskelcontraction zusammensetzt. Du Bois-Reymond schlägt daher vor, jede solche elementare Entladung als „Theilentladung" zu bezeichnen, nicht zu verwechseln mit den früher erwähnten partiellen oder Streckenentladungen des Organes. Die Zahl der Theilentladungen, welche, wie Marey mittels des Marcel-Desprez'schen Signalschreibers, wie auch mittels des Capillarelektrometers und des Telephons zeigte, einen Schlag zusammensetzen, hängt sehr von der grösseren oder geringeren Energie ab, mit welcher das Thier reagirt, und sinkt daher mit zunehmender Ermüdung oder Abkühlung. In der Regel folgen sich etwa 25 Stösse mit einer Geschwindigkeit von 100 bis 200, im Mittel 150 p. Sec. Hieraus ergiebt sich eine Dauer der Gesammtentladung von $\frac{24}{150} + 0{,}07'' = 0{,}23$ Sec., wenn man für die Dauer einer Theilentladung den von Marey für die Dauer eines durch einen einmaligen Stromstoss vom Nerv aus erzeugten Organschlages zu $^1/_{14}'' = 0{,}07''$ annimmt.

Die schwirrende Empfindung, welche, wie oben schon erwähnt wurde, der Schlag der Zitterfische oft erzeugt, ist Du Bois-Reymond nicht geneigt, auf den tetanischen Charakter der Entladung zurückzuführen, indem die Theilentladungen sich zu rasch folgen und eine Gesammtentladung zu kurz dauert; er meint vielmehr, „dass diese Empfindung von aufeinander folgenden Gesammtentladungen herrührt, welche auch halb und halb verschmelzen mögen, so dass Maxima und Minima der die Maxima der Theilentladungen verbindenden Curve entstehen und so gleichsam eine doppelt tetanisirende Ktenoïde herauskommt" (4 e p. 239).

Unter den zur Verfügung stehenden künstlichen Reizmitteln ist aus denselben Gründen, wie beim Nerv-Muskel-Präparat, auch hier zum genaueren Studium der indirecten Organerregung eigentlich nur der elektrische Strom verwendbar. Bei mechanischer Reizung (Kneifen und Zerschneiden) der elektrischen Nerven von Torpedo hörte Schönlein (30) „ein schabendes, sehr leises Geräusch" im Telephon, zu dessen Wahrnehmung schon Ruhe im Experimentirzimmer gehört. Zerquetschen der Nerven zwischen zwei Glasplatten giebt den gleichen Erfolg. Dagegen erwies sich Babuchin mechanische Reizung der elektrischen Nerven von Malopterurus an allen Stellen sehr wirksam. „Die Durchschneidung der Stammfasser, wie auch ihrer Aeste mit den schärfsten Scheeren, Druck, Stich mit einem Dorne oder mit einem spitz ausgezogenen Glasrohr bleibt nie erfolglos." Chemische Reizung (Eintauchen in gesättigte Lösungen von Natron oder Kalisalzen) erwies sich so gut wie ganz unwirksam. Bei elektrischer Reizung wirken einzelne Inductionsschläge, wenn überhaupt, erst bei sehr hoher Intensität. Sachs konnte an einem Nerv-Organ-Präparat vom Zitteraal auch durch die stärksten Einzelschläge des von einer Sternsäule getriebenen Schlitteninductoriums „keine irgend nennenswerthe Wirkung erzielen" (4 e p. 192) und fand auch die Schliessung und Oeffnung des Stromes von vier Grove in beiden Richtungen unwirksam. Sachs scheint dies allein auf eine besondere Eigenschaft der elektrischen Nerven, und nicht sowohl der Organe zu beziehen, und schreibt den ersteren eine „solidere molekulare Constitution" und ein „stabileres Gleichgewicht" zu, als den Nerven anderer Thiere. Dem gegenüber betont nun Du

Bois-Reymond mit Recht die Rolle der elektrischen Platten der Organe, indem er auf die Aehnlichkeit hinweist, welche zwischen den Bedingungen besteht, unter welchen es gelingt, durch elektrische Reizung sensibler Nerven Reflexbewegungen auszulösen mit jenen, wo durch analoge Reizung Entladungen elektrischer Organe bewirkt werden. „Leises Tetanisiren des sensiblen Nerven löst vom Rückenmark starke Reflexzuckungen bestimmter Muskelgruppen aus; starke einzelne Schläge bleiben unbeantwortet. Starke einzelne Schläge, welche die elektrischen Nerven treffen, lösen keinen Schlag des Organes aus, auf leises Tetanisiren der elektrischen Nerven antwortet das Organ mit Tetanus. Die elektrischen Platten des Organes verhalten sich also gegen die beiden Formen der Reizung der elektrischen Nerven, wie die Ganglienzellen des Rückenmarkes gegen die nämlichen Formen der Reizung sensibler Nerven“ (4e p. 272). Eckhardt (11) hat übrigens die elektrischen Nerven von Torpedo wiederholt und erfolgreich mit einzelnen Inductionsschlägen, sowie mit dem Kettenstrome gereizt. Letzterenfalls beobachtete Schönlein (l. c.) neuerdings ein eigenthümliches Verhalten von Nerv-Organ-Präparaten des Zitterrochen. Bei Ableitung von einem Theilstück des Organes, dessen Nerv der Strom von 16 Dan. und 6 Bunsen zugeleitet wurde, ergab sich „je nach der Stromesrichtung beim Schliessen oder Oeffnen des Reizkreises, oder auch bei beiden, eine einmalige Bewegung der Scala, während des Stromschlusses ausserdem noch eine dauernde Ablenkung“, deren Sinn sich als unabhängig von der Stromesrichtung erwies. Der Verdacht auf Stromschleifen scheint dadurch ausgeschlossen, dass Zerschneiden mit Wiederzusammenlegen der Schnittenden, sowie Unterbindung der Nerven die Ablenkungen vollständig beseitigt. Eine ausreichende Erklärung dieser an Elektrotonus erinnernden Erscheinung, die auch Sachs beim Zitteraal beobachtet zu haben scheint (4e p. 189), lässt sich zunächst nicht geben.

Nach dem bereits Mitgetheilten braucht kaum noch besonders betont zu werden, dass die viel wirksamere tetanisirende Reizung vom Nerven aus, gerade wie beim Muskel, eine discontinuirliche Zustandsänderung des Organes, d. h. im Rhythmus der Reizung erfolgende, wiederholte Entladungen bedingt, welche sich zu einem ächten elektrischen Tetanus summiren, wie sich jederzeit leicht durch den secundären Tetanus eines dem Organ anliegenden oder sonstwie in den Kreis der Entladungen gebrachten stromprüfenden Froschschenkels zeigen lässt. Bei Beobachtung mit Galvanometer und Fernrohr beschreibt C. Sachs die Erscheinung des elektrischen Tetanus (bei grossem Rollenabstand) am Zitteraalorgan folgendermaassen: „Der Faden geht in absolut positivem Sinne (d. h. entsprechend der Schlagrichtung) langsam in die Höhe, verweilt dort mit zuckenden Bewegungen nach oben und nach unten und sinkt nach kurzer Zeit wieder herab, jedoch nicht bis zum Nullpunkt. Es kommt auch vor, dass der Faden von der Höhe, auf der er zuerst stehen bleibt, plötzlich weiter emporsteigt. Beim Aufhören des Tetanus kehrt der Faden rasch wie losgelassen zurück“ (4e p. 193). Es scheint, dass bei tetanisirender Reizung des Organes vom Nerven aus die schnelle Aufeinanderfolge der einzelnen Inductionsströme für den Erfolg sehr wesentlich ist, indem möglichst rasches, mit der Hand bewirktes Schliessen und Oeffnen des Kreises von vier Grove wirkungslos blieb.

Auch am Zitterwels erfolgen nach Babuchin bei tetanisirender Reizung des elektrischen Nerven discontinuirliche Entladungen, welche, je nach der Lebensfähigkeit des Organ-Präparates, während längerer oder kürzerer Zeit andauern. „Die Schläge sind für die Finger empfindbar, und man bekommt den Eindruck, als ob die Finger das Inductorium selber berührten."

Im Uebrigen fand Babuchin die elektrische Stammfaser von Malopterurus auch gegen die tetanisirenden Ströme im Ganzen wenig empfindlich. Doch scheint dies zum Theil mit von dem dicken Perineurium abzuhängen, da sich zeigte, dass Ströme, welche die dicke Stammfaser nicht zu erregen vermochten, von den dünneren Zweigen derselben Wirkungen auslösten. Auch Schönlein (30) fand bei tetanisirender Reizung der Organnerven von Torpedo mittels des Rheotoms (zum Zweck der Bestimmung des zeitlichen Verlaufes des Schlages) die Reizschwelle, im Vergleich zu der bei Froschpräparaten benöthigten Reizstärke, auffallend hoch und ist geneigt, dies lediglich auf die beträchtliche Dicke der elektrischen Nerven zu beziehen. Dieselbe beträgt bei grösseren Exemplaren über 4 mm, und der Querschnitt übertrifft über 50 mal den eines mittleren Froschischiadicus. Schönlein fand in der That, dass nach Auffaserung eines elektrischen Nerven, „bis die Bündel so dünn geworden sind wie die Froschischiadici, die Rollenabstände, bei welchen man eben reizen kann, in denselben Gebieten liegen wie beim Frosch", eine Thatsache, die für die später zu erörternde Immunitätsfrage von grosser Bedeutung ist.

Bei dem ausserordentlichen Reichthum der elektrischen Organe an Nerven, zusammen mit der noch zu besprechenden relativen Unwirksamkeit des Curare, lässt selbstverständlich die directe, besonders elektrische Reizung einen sicheren Schluss auf eine selbstständige Erregbarkeit der Substanz der elektrischen Platten nicht immer zu. Gleichwohl weisen gewisse Erfahrungen sicher auf ein solches Verhalten hin. An ausgeschnittenen Säulen vom Zitterrochen hat schon Matteucci erfolgreiche Versuche mit directer mechanischer Reizung gemacht (durch Stechen, Schneiden etc.). Er sah dabei stromprüfende Froschschenkel zucken, deren Nerven dem Präparate angelegt waren. Du Bois-Reymond macht allerdings darauf aufmerksam, dass Matteucci dabei, wie es scheint, stets „irgend ein sichtbares Nervenästchen zu treffen suchte".

Am Zitterwels erhielt Babuchin (1) beim Zerschneiden des Organes auch an Stellen, wo das unbewaffnete Auge keine Nervenfäserchen auf der inneren Fläche unterscheidet, „ziemlich starke Schläge", und ebenso ist es Sachs gelungen, durch leichte klatschende Schläge mit der Fläche eines Lineals auf ein im Bussolkreis zwischen unpolarisirbaren, ableitenden Elektroden eingeschaltetes Organstück wiederholt Ablenkungen zu erzielen, deren Grösse unverkennbar von der Stärke der mechanischen Reizung abhing. Dasselbe war auch der Fall bei Berührung des Präparates mit einem heissen Löthkolben. Von besonderem Interesse erscheint jedoch die Wirkungsweise chemischer Reizmittel, da hier am ehesten erwartet werden durfte, eine Erregung der Platten unabhängig von den zutretenden, sich in ihnen verästelnden Nerven zu erzielen. Legte Sachs auf die hautentblösste Seitenfläche des Längsschnittes eines 3—4 cm langen, überall künstlich begrenzten Organstückes, das von seinen beiden

Querschnitten abgeleitet wurde, ein Stück Fliesspapier, so trat sofort eine Ablenkung des Bussolmagneten im Sinne des Schlages hervor, sobald aus einer Pipette Ammoniak auf das Papier gespritzt wurde, das bekanntlich einen starken Reiz für den Muskel bildet, Nerven dagegen nicht merklich erregt. Benetzung eines Querschnittes gab dagegen an demselben Präparate keine merkliche Wirkung (4 e p. 178), was wohl darauf beruhen dürfte, dass letzterenfalls das Ammoniak nur schwer durch die Querscheidewände hindurchdringt, während es leicht „in die durch den Längsschnitt eröffneten oberen und unteren Spalte aller unter der benetzten Stelle des Fliesspapiers gelegenen Fächer eindringt".

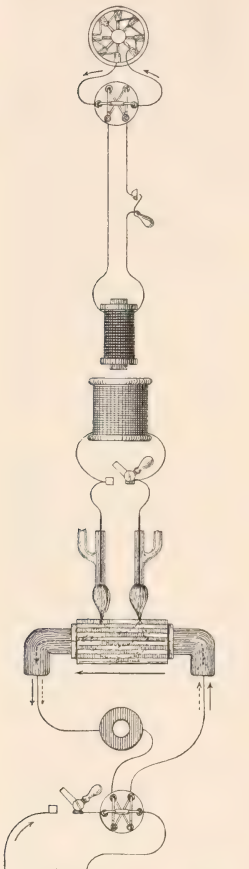


Fig. 271.

Um die Wirkung directer elektrischer Reizung zu prüfen, leitete Sachs zunächst einzelne Inductionsschläge mittels unpolarisirbarer Elektroden einem auf den Bäuschen der Du Bois-Reymond'schen Zinktröge liegenden prismatischen Organstücke in der Weise zu, wie dies die beistehende Figur 271 versinnlicht. Man sieht, dass hierbei unter allen Umständen Stromschleifen in den Bussolkreis einbrechen müssen, deren Wirkung an sich zunächst ermittelt und natürlich bei Beurtheilung der Versuchsresultate stets sorgfältig berücksichtigt werden muss. Es ergab sich hierbei vor Allem die nicht eben auffallende Thatsache, dass die Schliessungsschläge das Organpräparat nicht erregen, während Oeffnungsinductionsströme wirksame Schläge auszulösen vermögen. Es verhält sich also das elektrische Organ ähnlich wie die meisten irritablen Substanzen. Bemerkenswerth ist ferner noch, dass, wie es nach Sachs' Versuchen scheint, dem Organschlag entgegengesetzt gerichtete Oeffnungsschläge stärker erregend wirken, als dem Organschlag gleich gerichtete, was Schönlein bei Versuchen an Torpedo nicht bestätigt fand. Am schwächsten scheinen quer durch das Organ gehende Inductionsschläge zu wirken. Rasch aufeinander folgende Inductions-(Wechsel-)Ströme (Tetanisiren) bewirken schon bei einem Rollenabstand starke Ablenkungen im Sinne des Schlages, wo einzelne Oeffnungsschläge unter sonst günstigsten Verhältnissen noch gar nicht oder nur spurweise wirken. Es kehrt also hier dasselbe Verhalten wieder, wie

bei Erregung von Ganglien- und Drüsenzellen, sowie allen träger reagirenden contractilen Substanzen.

Das einfache Mittel der Curarisirung, welches uns bei den Muskeln der meisten Wirbelthiere so leicht ermöglicht, unter Ausschluss der Nerven zu experimentiren, versagt leider fast gänzlich bei den elektrischen Organen, indem die Zitterfische mit den Fischen überhaupt und insbesondere mit den Rochen die Eigenthümlichkeit theilen, gegen Curare relativ immun zu sein. Ist dies schon bei den Muskelnerven sehr deutlich, so gilt es in nur noch viel höherem Grade von den elektrischen Organen und ihren Nerven, die noch viel später gelähmt werden. Bei Anwendung sehr grosser Gaben von Curare gelang es jedoch Steiner (33) und später Ranvier und Boll (4e p. 194), wie vordem auch schon Marey, nicht nur die Muskelnerven, sondern weiterhin auch die elektrischen Nerven des Zitterrochen zu lähmen. Begreiflicherweise tritt die Wirkung viel rascher ein, wenn das Gift direct ins Blut gelangt, als wenn es subcutan oder in die Bauchhöhle eingespritzt wird. So genügt nach Babuchin ersterenfalls 1 ccm einer 2% Lösung, um binnen 15 bis 20 Min. einen erwachsenen Zitterrochen vollständig motorisch zu lähmen, während die elektrischen Organe immer noch reflectorisch erregbar blieben; subcutan war die dreifache Gabe erforderlich. Aehnlich verhält sich nach demselben Forscher auch der Zitterwels. Schoenlein theilt mir mit, dass zur Erzielung eines vollständigen Effectes, in welchem Falle auch die directe Reizbarkeit der Organe gänzlich aufgehoben erscheint, enorme Dosen des Giftes erforderlich sind (15 ccm einer 4% Lösung = 6 Decigramm Curare), auch wenn die Injection direct ins Blut (die vorderste Kiemenarterie) erfolgt. Sofort nach Injection der ersten 5 ccm erfolgen mit dem Beginn eines Opisthotonus ein oder zwei sehr heftige Schläge, woran sich ein schnell abnehmender Tetanus der Organe anschliesst. Es lassen sich aber auch dann noch lange durch Berührung schwache reflectorische Entladungen erzielen, wenn nicht eine zweite und meist noch eine dritte Injection erfolgt, nach welch' letzterer man immer noch etwa 20 Minuten zu warten hat. Schönlein ist geneigt, für diese hohe Immunität gegen Curare die lange Kreislaufsdauer verantwortlich zu machen. Armand Moreau (23) konnte eine Wirkung des Curare auf den elektrischen Nerven von Torpedo nicht constatiren. Es ist leicht, durch subcutane Injection von etwa $^1/_2$ ccm einer 1% Lösung kleinere Torpedos völlig zu lähmen, so dass auf Reizung des Rückenmarkes oder motorischer Nerven keine Spur von Bewegung erfolgt; nichtsdestoweniger bewirkte mechanische Reizung der Haut reflectorische Entladungen von gleicher Stärke wie vor der Vergiftung.

Am Zitteraal hat Sachs zwei Versuche mit Curare angestellt, aus denen sich wieder ergiebt, dass durch sehr grosse Dosen völlige Lähmung der elektrischen Nerven bewirkt werden kann. Tetanisirende Reizung derselben gab bei normalem Rollenabstand gar keine an der Bussole merkliche Wirkung, während directe Reizung noch sehr starke Ablenkungen hervorrief, was auch bei Einwirkung von Ammoniak vom Längsschnitt des Organpräparates aus der Fall war. Nach dem Gesagten dürfen jedoch diese Erfahrungen keineswegs als Beweise für die selbstständige Irritabilität

der elektrischen Platten angesehen werden, welche letztere Schönlein auf Grund der Curareversuche lediglich als „Nervenendigung“ auffasst.

IV. Die zeitlichen Verhältnisse des Zitterfischschlages.

Bei den nahen Beziehungen der Mehrzahl, vielleicht sogar aller elektrischen Organe zu quergestreiften Muskeln hat es natürlich besonderes Interesse, den zeitlichen Verlauf der Zuckung resp. der dieselbe begleitenden Actionsströme mit dem des Schlages zu vergleichen. Vor Allem handelt es sich um die Frage, ob bei einmaliger momentaner Reizung der dadurch ausgelösten elementaren Entladung des Organes ein Latenzstadium entspricht oder nicht. Beim Zitterrochen wurde dieselbe zuerst von Marey bejahend entschieden. Mittels eines Pendelmyographions konnte der Kreis, in welchem sich nebst dem vom Nerven aus durch einen einzelnen Inductionsschlag gereizten Organe noch ein stromprüfender Froschschenkel befand, zu beliebiger Zeit nach dem Moment der Reizung vorübergehend geschlossen werden, wobei

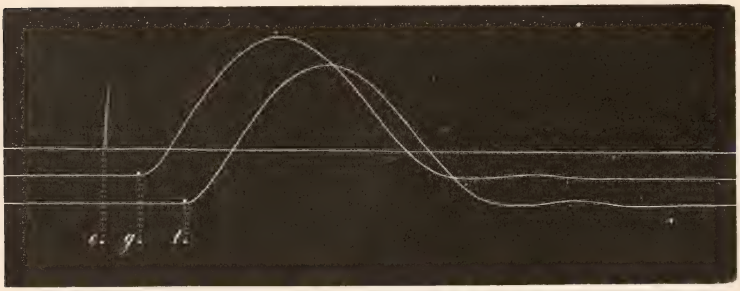


Fig. 272. *e* = Muskelzuckung als Marke des Reizmomentes. *eg* = Latenzstadium der direct durch einen Inductionsschlag ausgelösten Muskelzuckung. *et* = Latenzstadium der durch den Organschlag ausgelösten Zuckung. *gt* = Latenzzeit des elektrischen Organes.

aus dem Schlag ein $^1/_{200}$″ langes Stück ausgeschnitten wurde. Dieses Stück, welches sich am Schenkel als Zuckung bemerkbar machte, konnte also gleichsam längs dem Schlage verschoben werden, so dass einerseits die Gesammtdauer desselben ($^1/_{14}$″), andererseits aber das Vorhandensein einer merklichen Latenz festgestellt werden konnte, indem eine gewisse Verschiebung des auszuschneidenden Stückes vom Augenblick der Reizung ab nöthig war, damit überhaupt eine Zuckung erschien. Die Zeit, welche dabei zur Fortleitung der Erregung vom Nerv bis zum Organ verfliesst, glaubte Marey wegen der Kürze der Nerven vernachlässigen zu dürfen.

Ein anderes Verfahren von Marey war jenem schon früher erwähnten Versuch von Helmholtz nachgebildet, durch welchen der die secundäre Zuckung auslösende Theil der negativen Schwankung des Muskelstromes bestimmt werden sollte. Es werden zwei Zuckungen eines Froschmuskelpräparates graphisch verzeichnet, deren eine direct durch einen Inductionsschlag ausgelöst wird, während die andere

durch den Schlag des Organes bewirkt ist, der seinerseits durch den Inductionsstrom bei gleicher Stellung der Zeichenplatte erzeugt wird (Fig. 272). Die Verschiebung der Zuckungscurven entspricht dem Latenzstadium des Schlages, weniger der bei der Nervenleitung verlorenen Zeit, welche wieder vernachlässigt wurde, obschon Marey bereits bemerkt zu haben glaubt, dass im elektrischen Nerv die Erregung sich langsamer als im Froschnerv fortpflanzt, was in der Folge von Jolyet und Gotch bestätigt wurde. Gotch bestimmte an einem Nerv-Organ-Präparat den ersten Beginn der Bussolwirkung, wenn einmal an einer möglichst entfernten und dann an einer nahe dem Organ gelegenen Stelle des Nerven gereizt wurde. Betrug der Unterschied der Entfernungen 13 mm, so begann die Bussolwirkung $^2/_{1000}$″ früher bei Reizung an der dem Organ näheren Stelle; daraus ergiebt sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 6,5 m pro Secunde (bei 12° C), die in einem anderen Falle zu 7,3 m gefunden wurde. Schönlein fand neuerdings beträchtlich grössere Werthe (12—27 m) und hält sie überhaupt für gleicher Ordnung mit der des Frosches.

Aus den erwähnten Versuchen von Marey schien sich eine Latenzdauer des Zitterrochenschlages von 0,01″ zu ergeben, also ein Werth, der mit dem von Helmholtz ursprünglich für die Zuckung des Froschmuskels gefundenen übereinstimmt. Wie aber hier, so ergaben auch spätere Versuche am elektrischen Organ, dass, wenn ein Latenzstadium des Schlages in dem Sinne überhaupt existirt, dass die denselben bedingenden Veränderungen der Plattensubstanz erst nach Beginn der Reizung sich zu entwickeln anfangen, was an sich nach Analogie der elektrischen Phänomene am Muskel nicht wahrscheinlich ist, dasselbe jedenfalls viel kleiner sein müsste, als der zuerst gefundene Werth.

Sachs, welcher mittels einer Methode, die im Allgemeinen der zweiten Marey'schen entsprach, am Zitteraal experimentirte, musste wegen der Unmöglichkeit Organpräparate vom Nerv aus durch einzelne Inductionsschläge zu erregen, zur directen Reizung durch Oeffnungsschläge seine Zuflucht nehmen und bediente sich ausserdem der Pouillet'schen Methode der Zeitmessung. Die Versuchsanordnung ergiebt sich aus dem beistehenden Schema (Fig. 273).

Man sieht das Organstück (VH) zwischen den Thonschildern der Zuleitungsgefässe liegen, von welchen Drähte zu der Doppelwippe (DW) führen. Eben dahin führen auch Drähte von den dem Organ angelegten unpolarisirbaren Elektroden, die den Oeffnungsschlag der secundären Rolle (SR) zuführen; dieser wird durch die Helmholtz'sche Wippe (WW_1) in demselben Moment durch Oeffnung bei W_1 ausgelöst, in welchem durch jene auch der zeitmessende Kreis bei W geschlossen wird. Bei der Lage der Doppelwippe wie in B bleibt, wie man sieht, das Organpräparat ungereizt und der Oeffnungsschlag erregt direct den Nerven des Froschmuskels; der zeitmessende Strom ist dabei nur während der Zeit geschlossen, die über Fortpflanzung und Latenz der Reizung im Nerv und Muskel hingeht, indem der sich contrahirende Muskel den Stromkreis der Bussole bei H öffnet. Im Falle A wird dagegen das Froschpräparat durch den Schlag des Organpräparates gereizt und die Schliessungszeit des Bussolkreises ist dem entsprechend länger als das Latenzstadium des Schlages. Dasselbe berechnet sich nach der von Du Bois-Reymond für den

aperiodischen Magneten entwickelten Formel $T = \frac{e \cdot t\,max}{F} \cdot x$, worin F die Ablenkung durch den stetig fliessenden Strom, (e) die Basis der natürlichen Logarithmen, (x) den durch den Stromstoss erzeugten Ausschlag und (t max x) die Dauer dieses oder eines beliebigen andern Ausschlages unter denselben Umständen bedeutet.

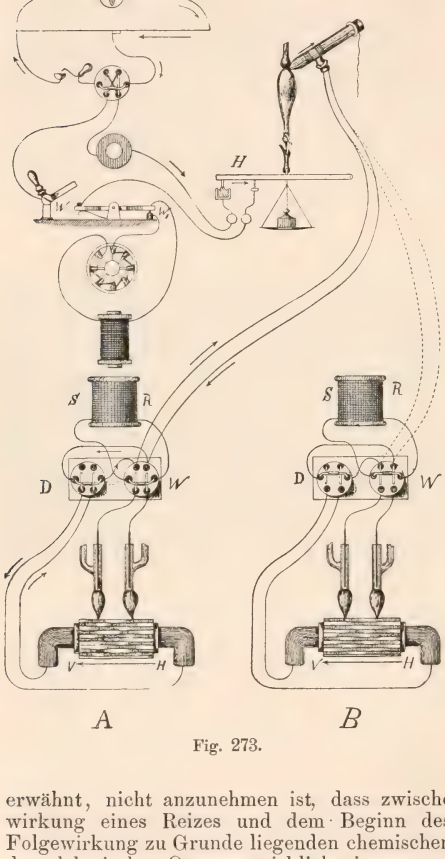


Fig. 273.

So fand Sachs einen Werth von 0,00350″, der, wie man sieht, mit dem von Gad für das Muskelelement angenommenen Werth des Latenzstadiums nahe übereinstimmt. Gotch bestimmte dasselbe an Torpedo bei 5° C. zu 0,012 bis 0,014″, bei 20° C. dagegen zu nur 0,005″. Stets fand er diesen Zeitwerth bei grossen Exemplaren kleiner als bei kleinen, was nicht allein auf die grössere Stärke des Schlages im ersteren Falle bezogen werden kann. Schönlein fand bei indirecter Reizung von Torpedopräparaten mit absteigend gerichteten Kettenströmen mittels des Bernstein'schen Rheotoms gar nur ein Latenzstadium von 0,0002—0,00025 Secunden. Da, wie schon erwähnt, nicht anzunehmen ist, dass zwischen dem Moment der Einwirkung eines Reizes und dem Beginn des der elektromotorischen Folgewirkung zu Grunde liegenden chemischen Processes in einer Platte des elektrischen Organes wirklich eine wenn auch noch so kurze Zeit verfliesst, so muss man wohl die Thatsache einer scheinbaren Latenzzeit des Schlages beim elektrischen Organ lediglich auf die Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden beziehen.

Wie das Latenzstadium, so scheint auch die Dauer des Schlages der elektrischen Organe im Allgemeinen eine Grösse gleicher Ordnung mit der Muskelzuckung zu sein. Schon 1857 zeigte

dies Du Bois-Reymond mittels des Froschunterbrechers, indem er dem Nerv des M. gastrocnemius vom Frosch einen vom Schlag des Zitteraalorganes abgeleiteten Stromzweig zuführte, und durch den zuckenden Muskel den Bussolkreis öffnen liess; bei zunehmender Ueberlastung des Muskels gehen dann immer grössere Anfangsabschnitte, und wenn man andernfalls durch die Zuckung eine Nebenschliessung zur Bussole wegräumen lässt, immer kleinere Endabschnitte des Schlages durch's Galvanometer. „Bei hinreichender Ueberlastung erreicht man einen Punkt, wo im ersten Falle die Ablenkung des Spiegels durch den Schlag nicht mehr wächst, im zweiten bei nicht polarisirbaren (Ableitungs-) Sätteln nur noch ein schwacher und unbeständiger Rest des Schlages erscheint.“ Später bestimmte dann, wie schon erwähnt, auch Marey mittels des Pendelmyographions die Schlagdauer beim Zitterrochen zu etwa $^1/_{14}$". Nach Du Bois-Reymond's Versuchsplan experimentirte Sachs am Zitteraal. Seine Anordnung ergiebt sich aus Fig. 274.

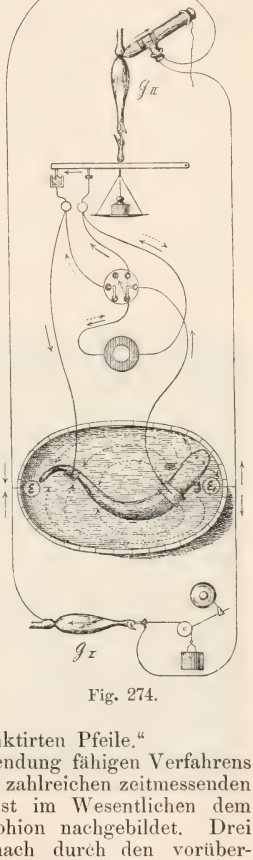


Fig. 274.

Dem im Wasser befindlichen Fisch sind Ableitungssättel aufgelegt, von welchen Drähte den Strom durch den Bussolkreis führen, in dem sich der Froschunterbrecher (G_{II}) befindet. Im Fischtroge liegen ausserdem zwei Kupferelektroden ($E\,E_1$), deren Drähte sich zum Muskel (G_I) des Froschweckers und zu dem (G_{II}) des Froschunterbrechers gabeln. Jener wird unmittelbar gereizt, was die grosse Stärke des Zitteraalschlages erlaubt, dieser (mittels der Reizungsröhre) vom Nerven aus. „Bei der in der Figur abgebildeten Lage der Wippe bildet der Hebel des Unterbrechers einen Theil des Versuchskreises. Die ausgezogenen Pfeile zeigen den entsprechenden Lauf des Stromes. Bei der anderen Lage der Wippe wird der Hebel zur Nebenleitung; dieser Stromvertheilung entsprechen die punktirten Pfeile.“

Eines anderen, sehr mannigfacher Anwendung fähigen Verfahrens bediente sich neuerdings Gotch bei seinen zahlreichen zeitmessenden Versuchen an Torpedo. Der Apparat ist im Wesentlichen dem Du Bois-Reymond'schen Federmyographion nachgebildet. Drei Contacte (K_1 K_2 K_3), welche der Reihe nach durch den vorüberfliegenden Läufer geöffnet wurden, waren in der Weise verbunden, wie es die beistehende Fig. 275 zeigt. (K_1) öffnet den Kreis der primären Spirale eines Schlittenapparates, dessen Oeffnungsschlag dem Nerven eines Organpräparates zugeführt wird. Ein entsprechender Theil des ausgelösten Schlages kann erst dann auf die Bussole wirken,

wenn durch Oeffnung von (K_2) eine Nebenschliessung zum Bussolkreis beseitigt ist. Endlich wird der letztere selbst (durch K_3) dauernd geöffnet, so dass der Organschlag nur so lange auf die Bussole wirkt, als Zeit verfliesst zwischen der Oeffnung von K_2 und K_3. Der Läufer durchflog seine Bahn so rasch, dass diese Zeit bis auf 0,001″ verkleinert werden konnte.

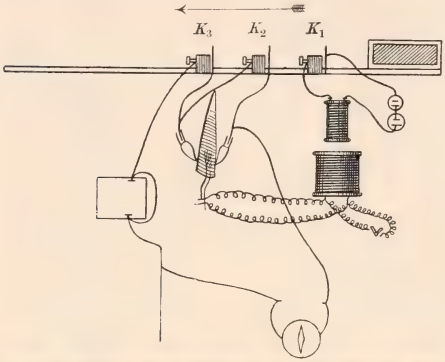


Fig. 275. Schema der Versuchsanordnung zur Bestimmung der Schlagdauer des Torpedoschlages. (Nach Gotch.)

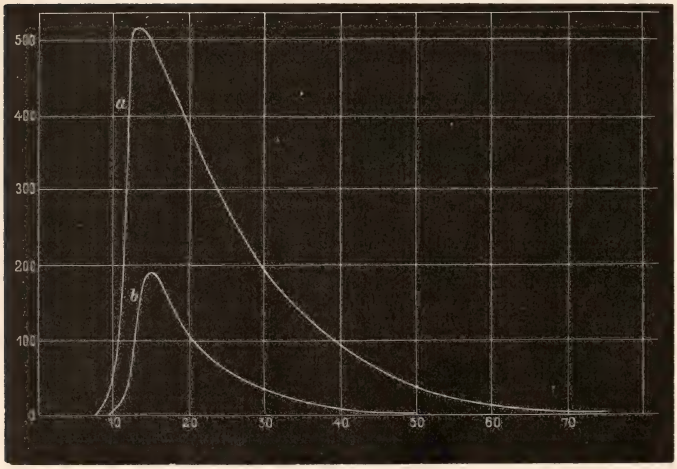


Fig. 276.

Es ergab sich, dass, wenn K_2 0,01″ nach K_1 geöffnet wurde, während K_3 allmählich von K_2 entfernt werden konnte, die Wirkung auf das Galvanometer schon $^{15}/_{1000}$″ nach der Reizung des Nerven merklich wurde und nach $^{22}/_{1000}$ voll entwickelt ist. Im Uebrigen hängt, wie zu erwarten war, die Schnelligkeit der Reaction sehr von der jeweiligen Temperatur ab.

Wie aus der beistehenden graphischen Darstellung von Gotch (Fig. 276) zu ersehen ist, in welcher die Ordinatenwerthe den Galvanometerablenkungen, die Zahlen (10, 20, 30 etc.) der Abscisse Tausendstel Secunden und ihr Anfang dem Reizmoment entsprechen, erreicht der Organschlag nach dem Stadium der latenten Reizung äusserst rasch seinen maximalen Werth, der umgekehrt wie die Latenzzeit bei grossen kräftigen Exemplaren (Curve *a*) bedeutend grösser ausfällt, als bei kleineren (Curve *b*). Viel langsamer klingt die Wirkung wieder ab, indem sie allmählich in eine Nachwirkung im Sinne des Schlages übergeht, die selbst nach einmaliger kurzdauernder Reizung minutenlang anhält. Rund würde sich die Dauer des Schlages hiernach für kräftige Thiere auf 0,04—0,06″ belaufen, wenn bei Zimmertemperatur mit Oeffnungsinductionsschlägen gereizt wird. Schönlein bestimmte die Schlagdauer zu 0,008″ und darunter, ein Werth, der mit dem von Gotch bei directer Totalreizung eines Säulenbündels erhaltenen Zahlen gut übereinstimmt.

Schon Jolyet hatte gelegentlich bei seinen zeitmessenden Versuchen ein Auf- und Abschwanken der Entladung des Organes bei Reizung der Nerven mit einem einzelnen Inductionsschlage beobachtet und auf zeitliche Verschiedenheiten im Beginne des Schlages verschiedener Organtheile bezogen. Gotch konnte dieselbe Erscheinung auch subjectiv wahrnehmen, wenn er den Nerven eines zwischen den Fingern gehaltenen Organpräparates mit je einem raschen Scheerenschlag durchschnitt. In völlig überzeugender Weise liess sich dann die wellenförmige Gestalt der Entladungscurve mit mehrfachen (bis zu 4) Gipfeln nach jedem Einzelreiz mittels des Federrheotoms sowohl an grösseren Organstücken, wie selbst noch an Bündeln von nur wenigen Säulen feststellen. Die folgende Tabelle zeigt den Verlauf einer solchen Versuchsreihe und lässt erkennen, dass etwa $^1/_{100}$″ nach dem ersten Maximum der Entladung ein zweites schwächeres und wieder $^1/_{100}$″ später noch ein drittes wieder schwächeres Maximum hervortritt.

Galvanometer	K_2-K_3 0,01″ bis 0,0125″	K_2-K_3 0,0125″ bis 0,015″	K_2-K_3 0,015″ bis 0,0175″	K_2-K_3 0,0175″ bis 0,02″	K_2-K_3 0,02″ bis 0,0225″	K_2-K_3 0,0225″ bis 0,025″	K_2-K_3 0,025″ bis 0,0275″
$\frac{1}{100}$	0	+48	+367	+316	+75	+120	+225
			I. Max.				II. Max.

Galvanometer	K_2-K_3 0,0275″ bis 0,03″	K_2-K_3 0,03″ bis 0,0325″	K_2-K_3 0,0325″ bis 0,035″	K_2-K_3 0,035″ bis 0,0375″	K_2-K_3 0,0375″ bis 0,04″	K_2-K_3 0,04″ bis 0,0425″	K_2-K_3 0,0425″ bis 0,045″
$\frac{1}{100}$	+212	+89	+64	+98	+130	+30	+24
					III. Max.		

Noch übersichtlicher tritt dies bei graphischer Darstellung hervor (Fig. 277).

Auch Schönlein constatirte dieselbe Erscheinung bei Untersuchung des durch einen einzelnen Inductionsstrom ausgelösten Torpedoschlages mittels des Bernstein'schen Rheotoms, wobei sich wieder ein zwei- bis dreimaliges Ansteigen und Sinken der Ausschläge zeigte. „Zumeist, aber nicht immer, ist der erste Gipfel höher als der zweite, und wenn letzterer der höhere ist, so sind die Unterschiede der Gipfelhöhen gewöhnlich kleiner als im andern Falle. Der zwischen ihnen liegende Einschnitt ist sehr tief und reicht nicht selten bis zur Abscisse, ohne jedoch dieselbe nach der andern Seite jemals zu überschreiten." Die Dauer der einzelnen Theilentladungen ist nur wenig

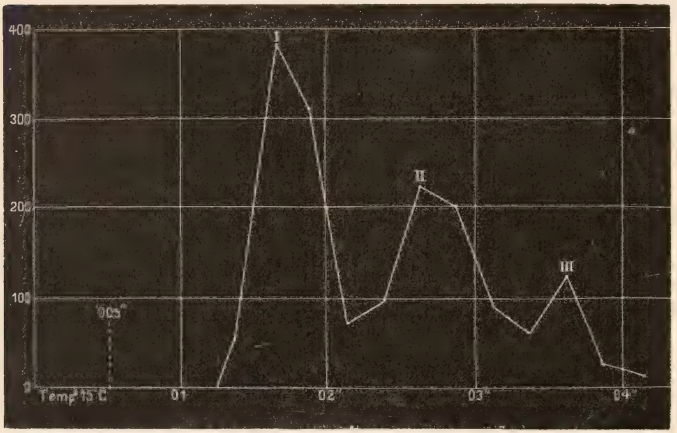


Fig. 277.

verschieden. Bemerkenswerther Weise erhält man dieselben mehrgipflichen Curvenformen auch bei gleichartiger Reizung des Lobus electricus, so dass es fraglich erscheint, ob letzterenfalls Ganglienzellen oder auch nur Nervenfasern erregt werden.

Wirklich einfache, eingipfelige Schlagcurven, entsprechend einer einmaligen, nicht oscillirenden Entladung des Torpedo-Organs beobachtete Schönlein nur bei Reizung des Nerven mit einzelnen absteigend gerichteten Stromstössen, wie sie durch das Rheotom geliefert werden, wenn in den Reizkreis etwa 30 Daniell eingeschaltet sind. Bei Reizung mit aufsteigenden Kettenströmen fällt vor Allem auf, dass die Entladung in der Regel viel später beginnt und langsamer anwächst, als bei absteigender Stromesrichtung.

Im Uebrigen hängt der Verlauf der Erscheinungen sehr von der Länge der intrapolaren Strecke ab und kann das Latenzstadium bei 40—50 mm Werthe von 0,0055—0,004 Secunden erreichen. Bei kürzerer interpolarer Strecke hebt sich an der Schwankungscurve häufig ein „Vorgipfel" ab, „dessen Latenz gegen den Schlag bei ab-

steigendem Strome gelegentlich Null, oft aber auch eine gut messbare Grösse ist", und dessen Entstehung Schönlein darauf zurückführt, dass durch die anelektrotonische Hemmung an der Anode bei jedem einzelnen Stromstoss (von 0,001″ Dauer) nicht nur die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, sondern auch die Intensität der Erregung vermindert wird. Es war zu erwarten, dass der durch Nervenreizung ausgelöste Schlag eines Organpräparates genügen würde, um ein zweites, in demselben Kreise eingeschaltetes Präparat direct zu erregen. Wie die beistehenden schematischen Zeichnungen (Fig. 278) unmittelbar erkennen lassen, muss dann entweder eine Summation oder eine Subtraction der Galvanometerwirkungen erfolgen. Dies ist, wie die von Gotch mit Hülfe des Federrheotoms ausgeführten Versuche zeigen, in der That der Fall; regelmässig machte sich die betreffende, durch den Schlag

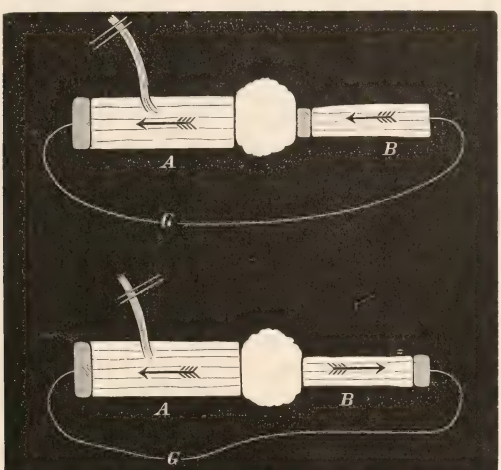


Fig. 278. Erregung eines Organpräparates durch den Schlag eines anderen, vom Nerven aus gereizten. (Nach Gotch.)

des Nerv-Organ-Präparates bewirkte Veränderung (Verstärkung oder Schwächung) des Galvanometererfolges etwa 0,01″ nach dem Maximum des ersteren bemerkbar. Unter diesen Umständen musste man daran denken, ob nicht eine Selbsterregung des Organes durch seinen eigenen, irgendwie ausgelösten Schlag erfolgen kann und vielleicht immer erfolgt. Gotch bezieht in der That die oben besprochene Vielgipflichkeit der Schlagcurven bei Reizung mit einzelnen Oeffnungsinductionsschlägen im Wesentlichen darauf, dass der Strom eines Theiles der sich in Folge der Nervenreizung entladenden Säulen andere zu einem nochmaligen Schlage anregt, so dass die späteren Entladungen gewissermaassen Analoga der secundären Zuckung wären. Schönlein macht gegen diese Auffassung geltend, dass dann wohl auch oscillirende Entladungen bei kurzer Schliessung von Kettenströmen zu erwarten sein würden, was, wie erwähnt, nicht der Fall ist.

V. Die Frage der Immunität der Zitterfische gegen den eigenen Schlag.

Mit Rücksicht auf die Stärke der physiologischen Wirkungen des Schlages der elektrischen Fische muss es gewiss in hohem Maasse befremdlich erscheinen, dass die mächtigsten Entladungen, welche Fische oder andere Thiere in der Umgebung sofort zu tödten im Stande sind, dem Träger der elektrischen Batterien selbst anscheinend nicht das Geringste anhaben, obschon „der Leib eines Zitterfisches zur Aufnahme des Schlages seiner eigenen Organe günstiger angelegt ist, als der irgendwie genäherte Leib eines anderen Thieres". (Du Bois-Reymond.)

Schon Humboldt stellte Versuche am Zitteraal an, aus denen die Unempfindlichkeit der Thiere gegen die kräftigsten Schläge ihresgleichen hervorzugehen schien. Er wählte einen starken und zwei ganz schwache Zitteraale und lagerte sie so, dass die beiden schwachen Fische seinem eigenen Körper den Schlag des starken Fisches zuführten. Die beiden schwachen Fische blieben völlig unbewegt. Er wirft dabei die Frage auf, ob etwa die Haut ihnen Schutz gewähre gegen die elektrischen Ströme, eine Meinung, die in der That vor Du Bois-Reymond's „vorläufigem Abriss" fast allgemein verbreitet war. Dieser zeigte zuerst am Zitterwels, dass zwei bis auf ihre Spitzen isolirte, durch Mund und After eingeführte Drähte bei beliebiger Stellung den Schlag aufnehmen und der Theorie entsprechend nach aussen leiten, zum Beweise, dass wirklich der Schlag durch den Leib des Fisches geht, was wunderlicher Weise noch von de Sanctis 1872 bestritten wurde. Ausserdem erwiesen sich die Zitterwelse gegen andere elektrische Schläge ebenso wenig empfindlich wie gegen die eigenen. „Wechselströme des Inductoriums, welche hiesige Flussfische rasch tödteten, spürte der Zitterwels kaum; nur legten sich seine Bartfäden zurück, und er stellte sich mit seinem Körper senkrecht auf die Stromcurven kleinster Dichte; auch gab er sein Missfallen dann und wann durch Entladen seiner eigenen Batterien zu erkennen." Einen sterbenden Zitterwels, der sich in einem kleinen parallelepipedischen Glastrog befand, den er fast ausfüllte, reizte Du Bois-Reymond (4d, II. p. 640) mit dem Schlitteninductorium bei übergeschobenen Rollen und zwei Grove im Hauptkreis, ohne dass die ruhige Athmung aufhörte oder ein Schlag erfolgt wäre. Ebenso unempfindlich erwies er sich dem constanten Strom einer dreissiggliedrigen Grove'schen Säule gegenüber, was um so beachtenswerther ist, als man vielleicht hätte daran denken können, die relative Immunität auf den zeitlichen Verlauf der Ströme zu beziehen (etwa wie bei glatten Muskeln). Wie mir übrigens Schönlein mittheilt, konnte er mit einem Inductionsapparat von der doppelten der gewöhnlichen Grösse, in dessen primärem Kreise 4 Bunsen'sche Elemente eingeschaltet waren, auch bei Cephalopoden, Krebsen und verschiedenen Fischen nicht den geringsten Reizeffect erzielen, wenn der eine bis auf die Spitze isolirte Poldraht den Thieren bis auf 1 cm Distanz genähert wurde, während der andere Pol mit einer kleinen Bodenplatte des Behälters verbunden war.

Gegen den eigenen Schlag fand Sachs auch den Zitteraal völlig immun. „Zehn Gymnoten," erzählt er, „waren in der Mitte der Canoa

(Boot) ruhig ausgestreckt, fast alle dicht neben einander. Ich hatte meinen Finger in der Entfernung von drei Fuss ins Wasser getaucht und berührte den Rücken des grössten Thieres unsanft mit einem Stabe. Mehrere urtheilsfähige Personen waren beauftragt, die Thiere zu beobachten, jeder ein bestimmtes; ich erhielt trotz der grossen Entfernung einen empfindlichen Schlag. Keines der Thiere zeigte auch nur die allergeringste Spur von Bewegung" (4 d p. 267).

Gleichwohl ist, wie sich unmittelbar aus dem Vorhergehenden ergiebt, diese Immunität keine absolute. Babuchin sah einen kleinen Zitterwels, der einen grösseren seitlich mit Bissen anfiel, sogleich weit zurückfahren, während gleichzeitig der eingetauchte Finger einen Schlag erhielt, und Steiner, dessen Beobachtungen G. Fritsch bestätigte, sah bisweilen kleine Zitterrochen, in Berührung mit grossen, bei dem Schlage zucken. Schönlein (l. c.) erwähnt, dass, wenn trächtige Torpedoweibchen nach Entnahme der Embryonen noch lebend übereinander geschichtet werden, niemals Bewegungen eines Einzelthieres erfolgen. „Sie liegen vielmehr entweder alle schlaff da oder werden alle zusammen plötzlich steif, wie ein Frosch, dem man das Rückenmark ausbohrt. Wenn das geschieht, spürt man auch in der Hand deutlich einen Regen von elektrischen Schlägen, der sich durch den ganzen Thierhaufen hindurch ergiesst. Hierbei zucken Alle ohne Ausnahme." Je frischer und gesunder ein Thier (Torpedo) ist (Kennzeichen: hochgewölbter Rücken, geringes Hervortreten der Conturen der Organe), desto sicherer ist nach Schönlein darauf zu rechnen, dass es auf jeden Schlag mitzuckt.

Da die elektrischen Nerven, wie durch künstliche Ströme, so auch durch den Organschlag selbst erregt werden, so könnte es sich bei der relativen Immunität der Zitterfische höchstens um quantitative Unterschiede in Bezug auf die Reizschwelle ihrer Nerven im Vergleich zu den Nerven anderer Thiere handeln, für welche Annahme auf den ersten Blick mancherlei Thatsachen zu sprechen scheinen. Boll prüfte seiner Zeit vergleichend den Nerven eines Froschschenkels und den ersten Spinalnerven von Torpedo bei tetanisirender Reizung mit dem Schlittenapparat mittels der von Rosenthal zur Bestimmung des Unterschiedes der Erregbarkeit von Nerven und Muskeln angewendeten Methode. Stets erfolgte die Contraction der Froschmuskeln bei grösserem, meist sogar bei viel grösserem Rollenabstand als die der Zitterrochenmuskeln. Hierher gehört wohl auch eine Beobachtung von Humboldt, dem es zu seinem Erstaunen nicht gelang, an blossgelegten Muskeln und Muskelnerven des Zitteraales mittels einer einfachen Kette (Silberzink) Zuckungen zu erzielen, obschon dies unter gleichen Umständen an andern Thieren gelang. Gegen die Versuche von Boll hat neuerdings Schönlein berechtigte Einwände erhoben und sich auch dagegen verwahrt, dass seine eigenen, schon oben erwähnten Erfahrungen über anscheinend sehr schwere Reizbarkeit der elektrischen Nerven zu Gunsten der Immunitätslehre verwerthet werden. Jedenfalls erscheinen weitere vergleichende Untersuchungen in dieser Richtung dringend erforderlich, ehe daran gedacht werden kann, eine ausreichende Erklärung der anscheinend weitgehenden Immunität der Zitterfische gegen elektrische Entladungen irgendwelcher Art zu geben. Dass eine solche wirklich vorhanden ist, scheint mir vor Allem aus dem Verhalten der stärksten elektrischen Fische (Gymnotus und Malopterurus)

hervorzugehen, deren Schläge für andere Thiere tödtlich werden können. An zum Theil sehr eigenartigen Erklärungsversuchen hat es nicht gefehlt. So äusserte Pflüger seiner Zeit den Gedanken, es möchten vielleicht die Thiere im Augenblicke des Schlages ihre eigenen Nerven vom Centralorgan aus in einen dem Anelektrotonus ähnlichen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit versetzen und so gleichsam gegen den Schlag stählen können. Indessen würde, abgesehen von anderen Gegengründen, nicht einzusehen sein, warum dann auch die Zitterfische gegen die Entladungen anderer Individuen, sowie gegen künstliche elektrische Ströme „gestählt" sein sollten. Eigens zur Prüfung des Gedankens angestellte Versuche von Du Bois-Reymond und Boll haben denn auch durchaus negative Resultate ergeben.

VI. Der angebliche „Ruhestrom" der elektrischen Organe.

Für die theoretische Auffassung der Wirkungsweise der elektrischen Organe ist natürlich die Frage von grossem Belang, ob dieselben schon während der Ruhe in gesetzmässiger Weise elektromotorisch wirken, oder ob dies nur im Zustande der Erregung der Fall ist. Es kehrt hier, wie man sieht, in veränderter Form dasselbe Problem wieder, welches in Bezug auf den Muskel den Gegenstand jenes schon früher erörterten, langen und heftig geführten Streites zwischen Du Bois-Reymond und Hermann bildete, der wohl endgültig als zu Gunsten des Letzteren entschieden angesehen werden kann. Wenn, wie es feststeht, gewisse elektrische Organe als umgewandelte, einer speciellen Function angepasste Muskeln angesehen werden können, so erscheint es von vorneherein sehr wahrscheinlich, dass der Schlag des Organes nichts weiter darstellt, als den „Actionsstrom" des „specialisirten Muskels", welcher letztere im Ruhezustande ebensowenig nach aussen wirken dürfte, wie es wirkliche Muskeln thun. In der That lauten alle vorliegenden Angaben dahin, dass der Ruhestrom elektrischer Organe, wenn überhaupt vorhanden, äusserst schwach gefunden wird. Du Bois-Reymond selbst fand bereits das Zitterwelsorgan in der Ruhe gänzlich unwirksam (4 d, II. p. 672, p. 718). Es „zeigte weder etwas dem Muskelstrom Aehnliches, noch wirkte es säulenartig im Sinne des Schlages". Nach Eckhardt (l. c.) verhält es sich ganz ebenso hinsichtlich des Zitterrochenorganes, an dem Zantedeschi und Matteucci schwache beständige Wirkungen im Sinne des Schlages beobachtet hatten. Freilich handelt es sich auch hier um relativ sehr schwache und geringfügige Wirkungen. Der Erstere fand alle Punkte der Rückenfläche dauernd positiv gegen alle Punkte der Bauchfläche und alle dem Gehirn näheren Punkte der ersteren positiv, der letzteren negativ gegen alle davon entfernten. Matteucci setzte einem Stück Organ im Multiplicatorkreise Froschgastrocnemien entgegen, von denen sich einer als schwächer, zwei, säulenartig angeordnet, dagegen als stärker erwiesen als das Organ. Er beobachtete ausserdem, dass die dauernden Spannungsdifferenzen zwischen Rücken und Bauchfläche „nach jedem dem Präparat durch elektrische oder mechanische Reizung der noch damit verbundenen Nerven entlockten Schlage vorübergehend sich heben" und bei niederer Temperatur selbst nach Tagen nachgewiesen werden konnten.

C. Sachs, für den es, wie Du Bois-Reymond sich ausdrückt, eine der vornehmsten ihm gestellten Aufgaben war, das Verhalten des ruhenden Organes beim Zitteraal zu prüfen, beobachtete bei Ableitung von beiden Polflächen, d. h. den Querschnitten am Kopf und Schwanzende der Säulen ausnahmslos einen Strom im Sinne des Schlages („Organstrom", Du Bois-Reymond), dessen Kraft aber wieder durch ihre äusserst geringe Grösse auffällt. Sie entsprach gewöhnlich nur der eines mit Längs- und Querschnitt aufliegenden stärkeren Nerven oder schwächeren Muskels (0,15—0,03 Dan.), obschon es sich um Stücke von etwa 4 cm Länge und 6—7 qcm Querschnitt handelte. Da auf 4 cm Organlänge etwa 400 Fächer kommen, so beträgt für jedes Fach die Organstromkraft nur $\frac{0{,}015 - 0{,}03}{400}$ = 0,0000375 — 0,000075 Dan. Auch zwischen zwei Punkten des natürlichen Längsschnittes (d. h. dem natürlichen seitlichen Umfang des Organes) zeigte sich ein schwacher Strom im Sinne des Schlages. Du Bois-Reymond leitete nach Ausstanzen des elektrischen Lappens beim Zitterrochen entweder von der Haut der Rücken- und Bauchfläche des vertikal frei aufgehängten Fisches ab oder präparirte mit Scheere und Messer vierseitig-prismatische Organstücke heraus, die aus einer mässigen Zahl von Säulen bestanden und an der Rücken- und Bauchfläche durch ein quadratisches Stück Haut von 5—6 mm Seite begrenzt waren. Ersterenfalls zeigte sich stets ein Strom im Sinne des Schlages. „Er war am stärksten, wenn die höchsten Säulen am medialen Rande des Organs zwischen den (Ableitungs-)Bäuschen sich befanden, und ward schwächer in dem Maasse, wie die Bäusche dem dünneren, seitlichen Rande des Organs sich näherten" (4g). An den ausgeschnittenen Stücken liessen sich ausserdem auch Spannungsdifferenzen im gleichen Sinne bei Ableitung von zwei Punkten der Seitenfläche des Prismas nachweisen, deren Grösse mit dem Abstand der Ableitungsstellen zunahm. Die Ablenkungen waren aber im einen wie im andern Falle sehr gering (zwischen 3 und 23 Scalentheilen); auch die elektromotorische Kraft war meist erheblich kleiner als die Nervenstromkraft bei Fischen (0,005 — 0,013 Raoult). Für die einzelne Platte berechnet hiermit Du Bois-Reymond einen mittleren Kraftwerth von 0,0000117 Dan., also dreimal kleiner als der für die einzelne Zitteraalplatte bestimmte.

Wie vordem schon Eckhardt (11), so glaubte neuerdings auch Gotch (13) diesen schwachen Wirkungen während der „Ruhe" keine irgend wesentliche Bedeutung beimessen zu sollen, zumal er dieselben in Fällen ganz vermisste, wo es sich um frisch gefangene, gänzlich unversehrte Thiere handelte. An zehn Fischen erhielt er bei Ableitung von zwei der Mitte eines Organes entsprechenden, einander gegenüber liegenden Punkten der Haut am Rücken und Bauch sehr schwache und noch überdies wechselnde Wirkungen, welche sechsmal im Sinne des Schlages, viermal verkehrt ausfielen, und seiner Ansicht nach nur durch Hautungleichartigkeiten bedingt gewesen sein dürften.

So wenig die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit einer Einmischung von Hautströmen, deren Vorhandensein überdies Du Bois-Reymond selbst bei Torpedo nachwies, geleugnet werden kann, so muss doch andererseits auch zugegeben werden, dass unter Umständen (freilich nicht im wirklichen physiologischen Ruhezustand der Organe) gesetzmässige Spannungsdifferenzen auch am sonst ganz unversehrten Thier

vorkommen können und, wie gezeigt wurde, thatsächlich vorkommen, welche, wie Du Bois-Reymond bemerkt, „von derselben, nur viel schwächeren wirksamen Anordnung elektromotorische Kräfte ausgehen, welche unter dem Einfluss der Nerven oder bei unmittelbarer Reizung den Schlag erzeugt". Unter diesen Umständen ist die Vermuthung naheliegend, dass der „Organstrom" „eine Nachwirkung des Schlages sei, der ja unmerklich in ihn übergeht". Und an einer anderen Stelle bemerkt Du Bois-Reymond hiermit in Uebereinstimmung, dass die Organstromkraft aller Wahrscheinlichkeit nach „als hinterbleibender Theil des Schlages" anzusehen sei, während „das Sinken, in welchem man sie stets begriffen trifft, die langsame Fortsetzung der ungleich schnelleren, aber doch nicht ganz plötzlichen Abnahme des Schlages" darstellt. Endlich erklärt Du Bois-Reymond die negativen Erfahrungen von Gotch betreffs des Organstromes unversehrter, ruhender Zitterrochen damit, dass die betreffenden Thiere „offenbar seit längerer Zeit nicht geschlagen hatten, die Nachwirkung der letzten Schläge war unmerklich geworden, und deshalb gaben sie keinen Organstrom".

Man sieht leicht, dass hiermit die Präexistenz elektromotorischer Kräfte im Ruhezustand der Organe thatsächlich geleugnet und die etwa vorhandenen Wirkungen ganz im Sinne von Eckhardt und Gotch gedeutet werden.

Da die Herstellung eines Organpräparates naturgemäss nicht ohne Reizung desselben erfolgen kann, so ist leicht begreiflich, dass die Kraft derartiger Präparate bisweilen recht erheblich sein kann. Schon ein Schnitt durch das Organ in der Nähe der von Bauch- und Rückenfläche ableitenden Elektroden kann, wie Gotch fand, einen im verkehrten Sinne zufällig vorhandenen, sehr schwachen Strom in einen etwas stärkeren, im Sinne des Schlages gerichteten verwandeln. „Durch weitere Schnitte, welche das abgeleitete Stück so umgrenzten, dass es nur noch medianwärts in seinem natürlichen Zusammenhang blieb, wurde die Kraft im richtigen Sinne noch vermehrt, zuletzt bis zu 0,0015 Raoult. Wurde durch folgeweise geführte transversale Schnitte eine dadurch gewonnene keilförmige Scheibe des Organs mehr und mehr verschmälert und schliesslich durch sagittale Schnitte auf ein Bündel von nur wenigen Säulen reducirt, so fand sich nach jedem Schnitte die Organstromkraft etwas erhöht, sank aber im Laufe weniger Minuten wieder tief herab." Die stärksten Wirkungen erzielte Gotch dadurch, dass er herausgeschnittene Säulenbündel für ganz kurze Zeit in heisses Wasser tauchte und zwei Minuten später von Bauch- und Rückenfläche ableitete. Es erreichte dabei die Kraft (im Sinne des Schlages) Werthe bis zu 0,0226, ja 0,0336 Raoult, sank aber wieder binnen einer Viertelstunde auf ganz gewöhnliche Grössen herab. Dass es sich dabei nicht etwa um hydrothermische Wirkungen handelte, geht aus dem Umstande hervor, dass auch oberflächliches Verbrühen der dorsalen und ventralen Hälfte der Säulen die Kraft im Sinne des Schlages steigerte.

Auch am Rochenschwanz beobachteten Burdon-Sanderson und Gotch (13 c) bisweilen einen im Sinne des Schlages gerichteten „Ruhestrom" bei Ableitung vom Vorder- und Hinterende. Bei Organpräparaten ist ein solcher meist viel kräftiger entwickelt, besonders nach momentaner Einwirkung hoher Temperatur (Eintauchen

in heisses Wasser). Jede künstliche oder natürliche Reizung des Organes bedingt eine mehr oder weniger ausgesprochene „Nachwirkung“ („after-effect“) im Sinne der Schlagrichtung, welche nur ganz allmählich abklingt.

Man kann nach diesen Versuchen nicht in Zweifel sein, dass es sich hier in der That um Folgewirkungen einer durch den (mechanischen resp. thermischen) Reiz bedingten, langsam abklingenden Erregung der Säulen des elektrischen Organes handelt, wobei der Vorgang in jeder Platte etwa der nur ganz allmählich schwindenden Negativität einer durch Veratrin veränderten und durch einen kurz dauernden Reiz erregten Muskelstrecke vergleichbar sein würde. Es scheint mir dies in gewissem Sinne ein mehr anschauliches Beispiel, als das von Gotch gewählte des gewöhnlichen Demarcationsstromes des Muskels, obschon ja im Grunde beide Phänomene auf dieselbe Ursache, das Ueberwiegen der Dissimilationsprocesse über die gleichzeitige Assimilation, zurückzuführen sind. Wie sich beim Muskel die Dauererregung durch Negativität der betreffenden Strecken verräth, so äussert sie sich beim elektrischen Organ dadurch, dass es schwach elektromotorisch thätig wird in demselben Sinne, in welchem es bei Ausübung seiner Function stark elektromotorisch wirkt. Wenn Du Bois-Reymond diese Gegenüberstellung von Gotch für „logisch verfehlt“ erklärt, so würde es nicht schwer sein, die vorgebrachten Gegengründe zu widerlegen; indessen scheint dies kaum nöthig, da es sich ja doch im Grunde nur um die Frage handelt, ob unter den erwähnten Umständen eine dauernde Erregung des elektrischen Organes im Sinne des Schlages angenommen werden kann oder nicht, und Du Bois-Reymond selbst das erstere zugiebt. Denn wie anders liesse sich sonst der Satz verstehen, dass der Organstrom nur „eine Nachwirkung des Schlages ist, der unmerklich in ihn übergeht“, und dass er „von derselben nur viel schwächer wirksamen Anordnung elektromotorischer Kräfte ausgeht, welche unter dem Einfluss der Nerven oder bei unmittelbarer Reizung den Schlag erzeugt“. Es bleibt dann aber, wie schon Hermann (14) hervorhob, vom Standpunkte der Theorie des Letzteren, soferne man sie auf die elektrischen Organe überträgt, ebensowenig eine nennenswerthe Schwierigkeit zurück, wie vom Standpunkte der Du Bois-Reymond'schen Molekularhypothese. Im Uebrigen will es mir scheinen, als ob die von Du Bois-Reymond so sehr betonte Differenz zwischen seiner und Gotch's Auffassung des Organstromes gar nicht bestünde, indem die „Dauererregung“ doch wohl auch nur als Folge der Nachwirkung einer vorhergehenden wirksamen Reizung zu deuten ist.

VII. Die secundär-elektromotorischen Erscheinungen an elektrischen Organen.

Ganz besonderes Gewicht legte Du Bois-Reymond auf das Studium jener Gruppe von elektromotorischen Wirkungen, welche, auch an Muskeln und Nerven als Nachwirkungen künstlicher Durchströmung auftretend, von ihm zuerst näher untersucht wurden. Kann die grosse Bedeutung derselben für die Theorie der Stromeswirkungen nicht bezweifelt werden, soweit es sich um Muskeln und Nerven handelt, so scheint dagegen der viel complicirtere Bau der elektrischen Organe

zunächst weniger geeignet, um aus derartigen Versuchen weitergehende Schlüsse zu ziehen, wenn man wie beim Muskel und Nerv annehmen darf, dass jene Nachwirkungen theils als Erregungs-, theils auch wohl als physikalische Polarisationserscheinungen aufzufassen sind. Wirkt der eine Strecke des Organes durchsetzende Strom, wie kaum zu bezweifeln ist, polar erregend, und zwar an jeder einzelnen Platte für sich, und sind etwa die bindegewebigen Scheidewände der Sitz ächter (negativer) Polarisation, so sieht man leicht, dass bei der säulenartigen Anordnung jener Elemente daraus innerhalb jeder beliebigen Theilstrecke complicirte positive wie negative Wirkungen resultiren können, ja müssen, die zu entwirren im einzelnen Falle nur schwer gelingen wird.

Als besonders bemerkenswerth hatte es Du Bois-Reymond seiner Zeit bezeichnet, dass das elektrische Organ (des Zitterwelses) neben negativen, durch ächte, innere Polarisation bewirkten Nachströmen auch „positive Polarisation" zeigt, welche Erscheinung beim Muskel später als Folgewirkung der (Oeffnungs-)Erregung gedeutet wurde. Es liegt nahe, eine analoge Beziehung zum physiologischen Erregungsvorgang auch beim elektrischen Organ zu vermuthen. Ehe aber auf diesen Punkt näher eingegangen werden kann, erübrigt es zunächst, die wesentlichsten Thatsachen betreffs der Polarisationserscheinungen selbst zu schildern.

Legt man an ein überlebendes Stück Zitterwelsorgan, welches, wie erwähnt, für gewöhnlich stromlos erscheint, unpolarisirbare Elektroden an, welche zugleich als ableitende und stromzuführende dienen, indem mittels einer geeigneten Vorrichtung zunächst ein Kettenstrom von bestimmter Stärke und Dauer zugeführt und gleich darauf (nach Oeffnung des polarisirenden Kreises) der Bussolkreis geschlossen wird, wie dies bereits früher beim Muskel geschildert wurde, so findet man das Organpräparat in der Regel vorübergehend elektromotorisch wirksam geworden (polarisirt), und zwar bei geringer Stromdichte ausnahmslos zunächst im Sinne eines dem Reizstrom entgegengesetzten, negativen Nachstromes. Diese negative Polarisation findet beim Zitterwelsorgan nach beiden Richtungen (dem Schlage gleichgerichtet und ihm entgegen) mit gleicher Stärke statt und wächst mit dem Producte aus Dichte und Dauer bis zu noch unerforschter Grenze. Die positive Polarisation tritt, wie beim Muskel und Nerv, immer erst bei höherer Stromdichte hervor und lässt sich, wie Du Bois-Reymond zeigte, rein am sichersten durch kurzdauernde Ströme zum Vorschein bringen, da ihre Stärke mit der Dauer des Reizstromes minder schnell als die negative Polarisation wächst. Sehr bemerkenswerth ist die ebenfalls schon von Du Bois-Reymond festgestellte grössere Stärke der positiven Polarisation im Sinne des Organschlages. „Unter denselben Umständen, unter denen der Strom vom Schwanz zum Kopfe negative Polarisation erzeugt, erzeugt der Strom vom Kopf zum Schwanze starke positive Polarisation" (4 d p. 206). Wie leicht ersichtlich, ist in jedem Falle, wo beide Polarisationen gleichzeitig auftreten, der jeweilig erscheinende wirkliche Nachstrom, die algebraische Summe der beiden entgegengesetzten Wirkungen, und es wird leicht verständlich, dass unter Umständen auch doppelsinnige (erst negative, dann positive) Ausschläge oder Oscillationen des Magneten erfolgen können.

Ganz analoge Ergebnisse erhielt auch Sachs an Organstreifen des Zitteraales, mit dem unwesentlichen Unterschied, dass hier die Polarisation stets negativ begann, während Du Bois-Reymond am Zitterwelsorgan unter gewissen Umständen rein positive Ausschläge erhielt, was aber wohl nur auf zu geringer Dichte der Sachs zur Verfügung stehenden Ströme beruhen dürfte. (Du Bois-Reymond sandte durch Streifen Zitterwelsorgan von kaum $^1/_2$qcm Querschnitt den Strom von 20 bis 30 Grove.)

In der Folge fand Du Bois-Reymond in Berlin Gelegenheit, derartige Polarisationsversuche auch am Zitterrochen anstellen zu können, ohne mit dem Material besonders sparen zu müssen (4 g—i).

Zum Verständniss des Folgenden sei bemerkt, dass ein Strom im Sinne des Schlages als homodrom, im entgegengesetzten Falle als heterodrom, ein dem polarisirenden Strom entgegengesetzt gerichteter Nachstrom als relativ negativ, andernfalls als relativ positiv, ein Nachstrom im Sinne des Schlages (also homodrom) als absolut positiv, andernfalls als absolut negativ bezeichnet wird.

Du Bois-Reymond benützte prismatische Stücke des Organes, welchen der polarisirende Strom durch die mit Haut bedeckten Endflächen zugeführt wurde, während zur Aufnahme des Polarisationsstromes ein zweites Paar unpolarisirbarer Elektroden dienten, deren Thonspitzen dem Präparate zwischen den den polarisirenden Strom zuführenden Thonschildern anliegen. Auch hier trat wieder unter gewissen Umständen, namentlich bei kurzer Schliessung stärkerer Ströme, eine positive Polarisation hervor, oder es erfolgten doppelsinnige Wirkungen: erst negative, dann positive Ausschläge. Stets zeigt sich die positive Polarisation, wie auch beim Muskel, abhängiger vom Ueberleben, dem normalen physiologischen Zustand des Präparates. „Bei gesunkener Leistungsfähigkeit bleibt zuletzt nur noch negative Polarisation übrig, doch dauert es lange, bis die positive ganz vermisst wird. Ausserordentlich auffällig machen sich immer Beziehungen der Polarisation zur Richtung des polarisirenden Stromes bemerkbar." Sachs hatte beim Zitteraal gefunden, dass „der negative Polarisationsstrom stets stärker im Sinne des Schlages erfolgt", und auch Du Bois-Reymond konnte beim Zitterrochen feststellen, dass zwar sowohl homodrome (dem Schlag gleichgerichtete) wie heterodrome Ströme (nach längerer Schliessungszeit oder an minder leistungsfähigen Präparaten) relativ (d. h. in Bezug auf die Richtung des polarisirenden Stromes) negative Polarisation geben, aber immer merklich stärker bei Anwendung eines homodromen Stromes. Der scheinbare Widerspruch dieser Befunde und der ursprünglichen Beobachtung von Du Bois-Reymond, nach welcher beim Zitterwelsorgan die negative Polarisation sich als unabhängig von der Stromesrichtung erweist, findet seine Erklärung in dem Umstande, dass weder beim Zitterwels noch beim Zitterrochen der heterodrome Strom jemals an der Bussole nachweisbare relativ positive Polarisation erzeugt. Auch doppelsinnige, zuerst relativ negative, dann positive Polarisation kommt nur bei homodromem Strome vor. Nimmt man nun an, „dass beide Ströme in gleichem Maasse relativ negativ polarisiren, dass aber der homodrome Strom sehr viel stärker als der heterodrome oder allein relativ positiv polarisirt,

so dass die heterodrome relativ positive Polarisation (wenn überhaupt vorhanden) stets durch die relativ negative verdeckt wird", so wird das Verhalten aller drei elektrischen Fische ein ganz übereinstimmendes, und es erscheint sowohl das von Sachs und Du Bois-Reymond beobachtete Verhalten der stärkeren relativ negativen Polarisation bei homodromem Strom, wie auch das Du Bois-Reymond'sche Ergebniss am Zitteraal verständlich, indem der auf die Bussole wirkende resultirende Polarisationsstrom in verschiedenen Stadien eines Versuches sehr verschiedene Werthe annehmen kann. Die beistehenden Curven sollen dazu dienen, diese verwickelten Interferenzwirkungen beider gleichzeitig vorhandenen Polarisationen, die sich aus naheliegenden Gründen

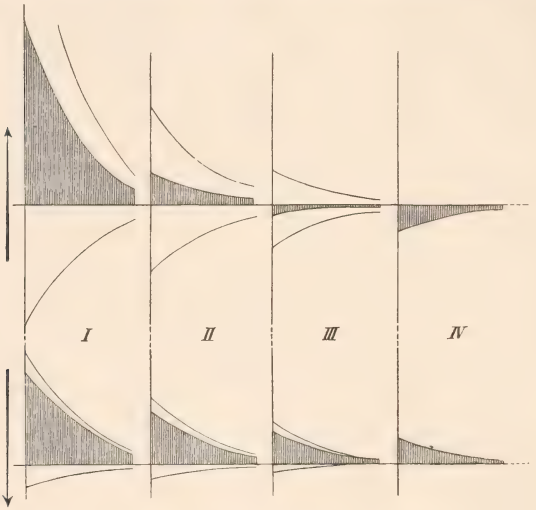


Fig. 279.

nicht wie beim Muskel trennen lassen, zu versinnlichen (Du Bois-Reymond 4g p. 36). Die Fig. 279 stellt (nach Du Bois-Reymond) abgekürzt den Vorgang bei einer Versuchsreihe dar, in der die beiden Ströme abwechselnd durch ein Stück Organ gesandt werden. Die Abscissenaxen sind die Zeit. Die Ordinatenaxen in den einzelnen Abschnitten (I, II, III, IV, welche verschiedenen Stadien des Versuches entsprechen) entsprechen dem Augenblick der Schliessung der Bussole nach Oeffnung der Säulenkreises.

Absolut positive (in der Richtung des Schlages, d. i. vom Bauch zum Rücken erfolgende) Polarisation ist oberhalb, absolut negative unterhalb der Abscissenaxe aufgetragen. Bei homodromem Strom (obere Reihe nach aufsteigendem Pfeil) entspricht Verlauf der Curve oberhalb der Abscissenaxe absolut und relativ positiver, Verlauf unterhalb absolut und relativ negativer Polarisation. Bei hetero-

dromem Strom (untere Reihe nach absteigendem Pfeil) entspricht Verlauf der Curve oberhalb absolut positiver (relativ negativer), Verlauf unterhalb absolut negativer, relativ positiver Polarisation. Der auf die Bussole wirkende resultirende Polarisationsstrom ist in jedem Abschnitt durch den schraffirten Flächenraum dargestellt, welchen die aus der algebraischen Summation der beiden Polarisationen resultirende Curve mit den Coordinatenaxen einschliesst". Man sieht, die relativ negative Polarisation ist bei beiden Strömen gleich gross, während dagegen die relativ positive Polarisation ausserordentlich verschieden erscheint (vielleicht bei heterodromem Strom ganz fehlt). Als Resultirende erscheint am frischen, leistungsfähigen Präparat (I) im Beginn des Versuches in beiden Fällen absolut positive Polarisation (die bei heterodromem Strom zugleich relativ negativ ist) von ungleicher Grösse. In einem folgenden Stadium kann sich dies Verhältniss der Grösse umkehren (II); endlich wird die homodrome resultirende Polarisation absolut (und relativ) negativ, aber immer noch kleiner als die relativ negative heterodrome Polarisation (III), bis schliesslich bei beiden Stromesrichtungen gleiche relativ negative Polarisation resultirt (IV). Sachs sah also offenbar das Stadium III, Du Bois-Reymond am Zitterwels das Stadium IV.

Das Resultat dieser, sowie späterer Versuche von Gotch (l. c.) lässt sich kurz dahin zusammenfassen, dass Kettenströme jeder Stärke und beliebiger Richtung, längere Zeit durch ein Organpräparat geleitet, stets relativ negative Nachströme geben, deren Stärke bei homodromer Richtung des polarisirenden Stromes stets erheblich grösser ist, als bei heterodromer Richtung. Stärkere homodrome Ströme von einer gewissen Schwelle an und nur kurzdauernd geben starke, sehr allmählich sinkende, absolut und relativ positive Nachströme (positive innere Polarisation, Du Bois-Reymond). Heterodrome Ströme von gleicher Stärke und Dauer geben im Allgemeinen schwächere relativ negative, absolut positive Nachströme (innere Polarisation, Du Bois-Reymond).

Da die Stärke der relativ negativen Nachströme (der negativen Polarisation), deren Ursache vielleicht zum Theil auf physikalischer innerer Polarisation beruhen dürfte, vor Allem von der Schliessungsdauer des Stromes abhängt, so lässt sich erwarten, dass die so äusserst kurzdauernden, inducirten Ströme besonders geeignet sein werden, um bei homodromer Richtung eine gleichsinnige Nachwirkung hervorzurufen.

Welche Rolle die Schliessungsdauer auch bei Anwendung von Kettenströmen besitzt, zeigt die folgende Tabelle nach Gotch:

Momentschluss (7 Grove)	homodrom;	Galvanometerausschlag	+50	(homodrom)
1″ Schliessung	„	„	−52	(heterodrom)
Momentschluss	„	„	+30	(homodrom)
1″ Schliessung	„	„	−40	(heterodrom).

Mittels eines noch zu beschreibenden Apparates schickte Gotch einen Oeffnungsinductionsschlag bald in der einen, bald in der anderen Richtung durch ein Organpräparat, welches sich nebst der secundären Spirale und einem Widerstand von 10000 Ohm im Bussolkreis befand; 0,003″ nach Oeffnung des primären Kreises wirkte der volle, durch die Abgleichung des Inductionsstromes erzeugte Nachstrom des

Präparates auf die Bussole. In einem Versuche an einem Organstreifen von 16 mm Länge 7 mm Breite und 2 mm Dicke ergaben sich (mit drei Grove im primären Kreise und 5 cm Rollenabstand) folgende Werthe der Ablenkung:

Oeffnungsschlag	heterodrom .	150	(homodrom)
„	homodrom . .	650	„
„	heterodrom .	180	„
„	homodrom . .	780	„

Wie man sieht, ist der Reizerfolg des homodromen Stromes sehr viel stärker als der des heterodromen. Doch ist dies, wie Gotch zeigte, nicht ausnahmslos der Fall. Bisweilen lässt sich ein Unterschied der (erregenden) Wirkung beider Ströme nicht erkennen, oder es wirkt sogar der heterodrome Strom stärker als der homodrome. Gotch ist geneigt, dies mit der von Eckhardt beobachteten Thatsache in Zusammenhang zu bringen, dass vom Nerven aus absteigend gerichtete Inductionsströme stärker erregend wirken, indem der homodrome Strom die Mehrzahl der feineren Nervenzweige in absteigender Richtung durchfliesst. Die Ausnahmen lassen sich dann vielleicht darauf zurückführen, dass gelegentlich grössere Nervenstämmchen im Organpräparat so verlaufen, dass sie vom heterodromen Strom absteigend durchflossen werden und eine wirksame Erregung bewirken.

Mit der Stärke des Reizstromes wächst im Allgemeinen der galvanische Reizerfolg des homodromen Stromes und lässt sich noch viele Stunden nach dem Ausschneiden des Präparates nachweisen, verschwindet dagegen völlig nach Abbrühen desselben. Stets macht sich auch hier wie bei indirecter Reizung ein sehr langsames, minutenlang währendes Abklingen der elektromotorischen Wirkung bemerkbar, wie denn überhaupt die Entwicklung und der zeitliche Verlauf derselben durchaus mit dem durch indirecte Reizung ausgelösten Schlage übereinstimmt.

Wichtig ist die von Gotch beobachtete Thatsache, dass partielle Längsdurchströmung eines Organpräparates einen Reizerfolg (Nachstrom) nur allein innerhalb der durchflossenen Strecke auslöst, nicht aber auch extrapolar. Es geht daraus überzeugend hervor, dass die Erregung sich in der Längsrichtung der Säulen nicht von einer Platte auf die andern überträgt. Es scheint, dass jede Platte physiologisch völlig von allen anderen isolirt ist und eine Gesammtentladung einer ganzen Säule nur erfolgen kann, wenn entweder alle, dieselbe versorgenden Nerven gereizt werden, oder wenn ein elektrischer Strom alle Fächer der Reihe nach durchsetzt.

Hinsichtlich der Deutung des absolut und relativ positiven Nachstromes bei Anwendung homodromer Reizströme erinnert Du Bois-Reymond an zwei Möglichkeiten:

1. liesse er sich, wie auch der Ruhe-(Organ-)Strom, als Nachwirkung eines durch elektrische Reizung ausgelösten Schlages auffassen;
2. liesse er sich im Sinne der Molekulartheorie deuten „als Folge einer durch den homodromen Strom unmittelbar bewirkten, säulenartigen Anordnung der elektromotorischen Molekeln".

In Bezug auf die letzterwähnte Auffassung sei hier erwähnt, dass Du Bois-Reymond zur Erklärung des Plattenschlages, d. h. der

elektromotorischen Wirkung jeder einzelnen Platte des Organs, eine Zusammensetzung derselben aus dipolaren Molekeln ganz ähnlicher Art ausnahm wie die, welche den elektrischen Erscheinungen an Muskeln und Nerven zu Grunde liegen sollten. Im Zustand der Ruhe kehren dieselben ihre Pole entweder nach allen möglichen oder zu zweien nach entgegengesetzten Richtungen, so dass ihre Wirkung nach aussen verschwindet. Beim Schlage dagegen würden sie „sämmtlich ihre positiven Pole schnell der Fläche des Organes zukehren, von welcher der positive Strom ausgeht". Die Molekeln denkt sich Du Bois-Reymond „als verschiebbare und um ihren Schwerpunkt drehbare Herde einer im Sinne ihrer Axe stattfindenden, chemischen Thätigkeit, derselben etwa, welche die Athmung der Organe ausmacht". „Es können mehrere Molekeln hinter einander in der Dicke der Platte liegen, so dass die Organe Säulen von noch ungleich grösserer Gliederzahl wären, als sie schon vermöge der Anzahl der Platten vorstellen."

Nimmt man beim Organschlag einen plötzlichen Uebergang der dipolaren Molekeln aus der „peripolaren" in die „säulenartige" Anordnung an, so stimmt, wie man leicht sieht, der sich hier abspielende Vorgang vollkommen mit dem überein, welchen Du Bois-Reymond seiner Zeit zur Erklärung des (galvanischen) Elektrotonus markhaltiger Nerven angenommen hatte.

Wenn schon bei Muskeln und Nerven von (Drüsen- und Pflanzenströmen gar nicht zu reden) die Molekularhypothese sich als unfähig erweist, ohne Heranziehung der gewagtesten Hülfshypothesen die Gesammtheit der Erscheinungen zu erklären, so wird man in Hinblick auf die elektrischen Organe als aus jenen hervorgegangenen Gebilden nur um so mehr Grund haben, dieselbe zurückzuweisen, zumal sich, wie mir scheint, vom Standpunkte der „Alterationstheorie" aus alle bisher bekannten Wirkungen der Organe ohne irgend erhebliche Schwierigkeiten deuten lassen, wenn man nur von der Grundvorstellung ausgeht, dass unter dem Einfluss der Nervenerregung chemische Differenzen innerhalb jeder Platte auftreten, welche zu einer Spannungsdifferenz der beiden Grenzflächen in dem gegebenen Sinne führen.

Es bleibt daher für uns auch nur die, wie Du Bois-Reymond selbst zugiebt (4g, p. 46), durch die stärksten Gründe gestützte Annahme übrig, dass die absolut und relativ positive Polarisation der elektrischen Organe durch den homodromen Strom nichts weiter ist, als die Nachwirkung des durch denselben ausgelösten Schlages.

Es hat sogar grosse Schwierigkeit, den homodromen positiven Nachstrom nicht als ein Abklingen einer vorhergehenden Erregung anzusehen, selbst wenn man sich auf den Standpunkt der Molekularhypothese stellen wollte. Da dieser zu Folge der Schlag an sich „durch säulenartige Anordnung elektromotorischer Molekeln" erklärt wird, so muss man, wie Du Bois-Reymond selbst hervorhebt, fragen, „worin denn diese Anordnung und die durch den homodromen Strom unmittelbar erzeugte, der absolut positiven Polarisation entsprechende sich von einander unterscheiden sollen, weshalb nicht letztere stets zu einem Schlag ausarte". Wenn Du Bois-Reymond in der That an die Möglichkeit denkt, „dass es zwei Zustände geben könne, welche, obschon beide mit säulenartiger Anordnung der Molekeln

verknüpft und in ihrer äusseren Wirkung einerlei, im Innern der elektrischen Platten verschieden sind", deren einer dem Schlag, der andere der absolut positiven, homodromen Polarisation entspreche, so scheint mir hier eine unvergleichlich viel grössere Schwierigkeit vorzuliegen, als sich vorzustellen, dass, wie nach Ablauf einer Muskelzuckung am Orte der directen Reizauslösung, noch lange galvanische Veränderungen (Negativität) als Nach- oder richtiger Fortwirkung der Erregung erkennbar bleiben, so auch am elektrischen Organ die wirkliche Entladung (der Schlag) in einem gleichsinnigen Strome abklingt.

Man wird Du Bois-Reymond ohne Weiteres zugeben können, dass „nicht jede absolut positive Wirkung Schlag ist", sowie ja auch nicht jede Muskelerregung, wenn sie auch galvanometrisch nachweisbar ist, zu einer sichtbaren Contraction (Zuckung) führt; an frischeren Präparaten sah Du Bois-Reymond bei seinen Polarisationsversuchen oft zuerst eine ungemein starke Wirkung erfolgen, welche die Scala aus dem Gesichtsfelde schleudert, und in der man zweifellos die Nachwirkung eines Schlages, wenn nicht dessen letzte Theile selber erkennt. „Dies Phänomen," so fährt Du Bois-Reymond fort, „sieht aber ganz anders aus als die gewöhnliche absolut positive Polarisation, die man bei öfterer Wiederholung des Versuches am nämlichen Präparat unter denselben Umständen erhält, indem es keine der ursprünglichen Stärke proportionale Nachhaltigkeit zeigt." Dies gilt aber ebensowenig hinsichtlich der mechanischen und galvanischen Folgewirkungen der Muskelerregung.

Ist der absolut positive (homodrome) Nachstrom in den bisher erwähnten Versuchen als Nachwirkung der Erregung des Organpräparates durch den homodromen Strom aufzufassen, so war zu erwarten, dass er auch nach kurzdauerndem Tetanisiren mit Wechselströmen in grosser Stärke auftreten müsste. Um die durch die Ungleichheit des zeitlichen Verlaufes des Schliessungs- und Oeffnungsschlages der gewöhnlichen Schlittenapparate bedingten Störungen zu vermeiden, bediente sich Du Bois-Reymond einer Saxton'schen Maschine, welche Reihen völlig congruenter Wechselströme lieferte. „Der Erfolg war sehr einförmig: Gleichviel, wie die Enden der rotirenden Rollen mit Rücken- und Bauchfläche der Präparate (vom Zitterrochen) verbunden wurden und gleichviel, wie lange der Tetanus dauerte", es zeigte sich stets nur ein absolut positiver Nachstrom, „an frischen Präparaten von solcher Stärke, dass unter den gegebenen Versuchsbedingungen die Scala aus dem Gesichtsfelde verschwand, dann schwächer und schwächer".

Mit der positiven homodromen Polarisation hängt, wie es scheint, aufs Innigste der sehr auffallende Unterschied der relativen Stärke des homodromen und heterodromen Reizstromes im elektrischen Organ zusammen, welcher Du Bois-Reymond schon bei seinen ersten Polarisationsversuchen am Zitterwelsorgan auffiel. „An frischen Streifen war stets der absteigende (beim Zitterwels homodrome) Strom bedeutend stärker, als der aufsteigende (heterodrome), im Verhältniss von 100 : 112, 116, ja sogar 125. An gekochten und an absterbenden Streifen verschwand der Unterschied." Noch auffälliger machte sich dieselbe Thatsache später an Präparaten vom Zitterrochen bemerkbar, wo der homodrome Strom (von 30 Grove) mehrmals über doppelt so stark erschien als der heterodrome.

Dasselbe tritt bei Reizung mit inducirten Strömen noch sehr viel deutlicher hervor, wobei sich zugleich sehr klar die Abhängigkeit der scheinbaren Irreciprocität der Leitung im elektrischen Organ von der Stromdichte geltend macht. Du Bois-Reymond „sandte die Oeffnungsschläge des Schlitteninductoriums, dessen primäre Rolle mit Stäben gefüllt war, von Hautfläche zu Hautfläche durch ein (Zitterrochen-)Präparat, welches zwischen den Thonschilden der Zuleitungsgefässe ruhte. In demselben Kreis befand sich die Bussole". Je ein Schlag, durch Oeffnen des Quecksilberschlüssels erzeugt, traf das Präparat abwechselnd in homodromer und heterodromer Richtung. In der folgenden Tabelle bedeutet RA den Rollenabstand, die Zahlen entsprechen den auf 5000 Windungen in 20 mm Abstand vom Spiegel der Bussole reducirten Ausschlägen.

RA = 0	↓ 501	↑ 215	↓ 501	↑ 215	↓ 453	↑ 215	↓ 477	↑ 191
RA = 10 cm		↑ 25	↓ 28	↑ 27	↓ 28	↑ 27	↓ 27	
RA = 15 cm			↓ 7	↑ 7	↓ 7	↑ 7		
RA = 0			↓ 453	↑ 227				

Man sieht, wie über eine gewisse Grenze der Stromdichte hinaus der homodrome (↓) Strom viel stärker erscheint als der heterodrome (↑).

Es darf nicht unbemerkt bleiben, dass, wie schon erwähnt, auch die „positive Polarisation" gleiche Abhängigkeit von der Dichte des polarisirenden (homodromen) Stromes zeigt. Wie jene ferner um so stärker erscheint, je länger die zwischen den ableitenden Thonspitzen befindliche Säulenstrecke und demgemäss die Zahl der polarisirten Platten ist, so tritt auch der Unterschied in der Stärke des homodromen und heterodromen Stromes um so deutlicher hervor, je grösser die Spannweite der den Strom zuführenden Elektroden an der Seitenfläche eines Organpräparates ist, so dass man sagen kann, die scheinbare Irreciprocität der Leitung wächst, wie die positive Polarisation, mit der Länge der durchströmten Säulenstrecke. Auch in dem Punkte besteht Uebereinstimmung, dass die Ueberlegenheit des homodromen Stromes bei Anwendung von Inductionsschlägen oder kurzdauernden Kettenströmen sehr viel deutlicher hervortritt, als bei längerer Schliessungsdauer. Beide Erscheinungen sind ferner an das Leben geknüpft, und am gesottenen oder spontan abgestorbenen Präparat, sowie bei querer Durchströmung nicht mehr nachweisbar. Dem ungeachtet soll nach Du Bois-Reymond der Unterschied der Stromstärken bei homo- und heterodromer Richtung nicht auf ungleicher elektromotorischer Kraft im einen und im andern Falle beruhen, indem sich der relativ und absolut positive Nachstrom zum homodromen polarisirenden Strom hinzufügt, sondern thatsächlich auf wirklicher Irreciprocität, d. h. auf ungleichem Widerstand in beiden Richtungen, indem das Organ im Sinne des Schlages besser als im andern leitet. Es lässt sich nun nicht verkennen, dass man sich zu der Annahme einer solchen Art der Leitung, „zu welcher bisher nirgends ein Seitenstück bekannt ist", ohne die allerzwingendsten Gründe kaum wird verstehen wollen. Nachdem alle Versuche, eine Entscheidung herbeizuführen, nur gezeigt hatten, dass es „trotz allem Anschein nicht nöthig ist, zur Erklärung des Thatbestandes irreciproken Widerstand anzunehmen", glaubt Du Bois-Reymond schliesslich zwingende

Gründe hierfür in von ihm ausgeführten Maassbestimmungen des Leitungswiderstandes des elektrischen Organes (von Zitterrochen) gefunden zu haben. Es sollte vergleichsweise der Widerstand gleich langer und gleich dicker prismatischer Stücke des elektrischen Organes, ferner des Froschmuskels (parallel der Faserung) und von Salzlösung (Seewasser) verglichen werden. Zu dem Zwecke wurden die betreffenden Körper in Glasröhren von gleichen Dimensionen eingeschlossen und der Länge nach durchströmt. Der Widerstand des Kreises, in welchem sich nebst dem gefüllten Rohre eine Bussole befand, wurde gemessen durch die reciproke Grösse des Ausschlages des Bussolspiegels, den der Oeffnungsstrom eines Schlitteninductoriums erzeugte. Es ergab sich, dass ein durch die Glasröhre gezogenes Organpräparat selbst bei homodromer Durchströmung in der Längsrichtung der Säulen er-

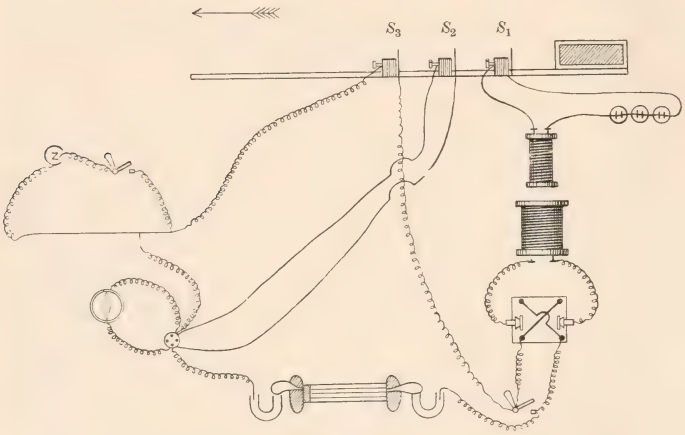


Fig. 280.

heblich schlechter leitet, als Froschmuskel parallel der Faserung oder als Seewasser unter denselben Bedingungen.

Würde nun, so folgert Du Bois-Reymond, die Ueberlegenheit homodromer Ströme auf positiver Polarisation beruhen — auf einer additionellen elektromotorischen Kraft, die unter Umständen bis zu 40 Grove betragen kann —, so müssten die Organpräparate im Vergleich zum Muskel oder zu physiologischer Kochsalzlösung anscheinend unvergleichlich besser leiten, und ihr Widerstand müsste dem entsprechend „scheinbar gewaltig zunehmen", wenn sie mit ihren Lebenseigenschaften die positive Polarisirbarkeit einbüssen. Beides ist aber nach Du Bois-Reymond's Versuchen nicht der Fall, vielmehr zeigte sich stets das Gegentheil. Ohne diesen Umstand zu berücksichtigen, hinsichtlich dessen es schwer ist, sich ohne eigene Untersuchungen zu äussern, versuchte Gotch, dem sich neuerdings auch Schönlein völlig anschloss, die Annahme irreciproker Leitung direct experimentell zu widerlegen. Er bediente sich eines dem „Federmyographion" nachgebildeten Apparates, in welchem der vorbeifliegende Läufer suc-

cessive drei Contacte löste, von denen der erste (Fig. 280 S_1) den Kreis der primären Spirale eines Schlittenapparates öffnet, der zweite, S_2, eine Nebenschliessung zur Bussole beseitigt, auf welche nun erst der etwaige Strom des Organpräparates wirken konnte, und endlich der dritte, S_3, den Bussolkreis endgültig wieder öffnet, so dass die Wirkung auf das Galvanometer nur so lange dauern konnte, als zwischen der Lösung der Contacte S_2 und S_3 Zeit verfliesst. Diese betrug in den ersten Versuchen von Gotch 0,02 Sec. Wurde nun der Contact S_2 ganz nahe an S_1 gerückt, so dass die Nebenschliessung zur Bussole fast im selben Augenblick geöffnet wird, wie der inducirende Kreis, so zeigte dieser sowohl bei homodromer wie bei heterodromer Richtung gleiche Stärke. Dies Resultat lässt sich offenbar nur auf den Umstand beziehen, dass bei Gotch's Versuchen der Galvanometerkreis nach dem Augenblick der Reizung nur ganz kurze Zeit geschlossen blieb, während sich bei Du Bois-Reymond's Verfahren, ausser dem Reizstrom selbst, stets auch der ganze Nachstrom des Präparates durch die Bussole ergoss. Ersterenfalls konnte sich daher dem homodromen Inductionsschlag der durch ihn bewirkte, gleichsinnige Nachstrom (die positive Polarisation im Sinne Du Bois-Reymond's nicht hinzuaddiren, da dieser sich nach Gotch erst nach 0,05″ entwickelt.

Gotch hat diese Untersuchungen später noch weiter ausgedehnt (l. c.), indem er mittels desselben Apparates die Schliessungszeit des Bussolkreises vom Augenblick der Reizung ab noch feiner abstufte. Es stellte sich in Uebereinstimmung mit den schon erwähnten ersten Befunden heraus, dass, wenn die Schliessungszeit des Galvanometerkreises soweit verkürzt wurde, dass nur der Inductionsstrom allein die Bussole beeinflussen konnte ($S_2 - S_3 = 0'' - 0{,}0025''$), kein Unterschied der durch den homo- und heterodromen Strom bewirkten Ablenkungen hervortrat, einen Augenblick später ($S_2 - S_3 = 0{,}0025 - 0{,}005''$) beginnt die durch den Schlag ausgelöste elektromotorische Wirkung des Organpräparates sich geltend zu machen (als homodromer Nachstrom), die nun mit weiterem Wachsen der Schliessungszeit ihrerseits rasch zunimmt. Der Anschein irreciproker Leitung würde demnach nur dann entstehen, wenn die Wirkung des erregenden Inductionsschlages auf die Bussole sich mit der der ausgelösten Erregung des Organpräparates (der positiven Polarisation Du Bois-Reymond's) combinirt.

Zu Gunsten dieser Anschauung sprechen auch in sehr überzeugender Weise die Resultate von Versuchen über den Einfluss wechselnder Temperatur auf die Folgewirkungen der directen Erregung von Organpräparaten. Mittels seines Federrheotoms konnte Gotch leicht zeigen, dass die Stärke und insbesondere der zeitliche Verlauf des Reizerfolges bei Anwendung einzelner homo- und heterodromer Inductionsströme ganz wesentlich von der Temperatur beeinflusst wird, und zwar in dem Sinne, wie es von vorneherein zu erwarten war, wenn es sich um die Auslösung einer Erregung handelt. Wie aus einer Vergleichung der beistehenden Curven (Fig. 281) hervorgeht, welche eine graphische Darstellung der betreffenden Versuchsresultate geben, indem die Ordinaten den Galvanometerablenkungen, die Abscissenwerthe der Zeit nach dem Momente der Reizung (bei o) entsprechen, wird der an sich geringere

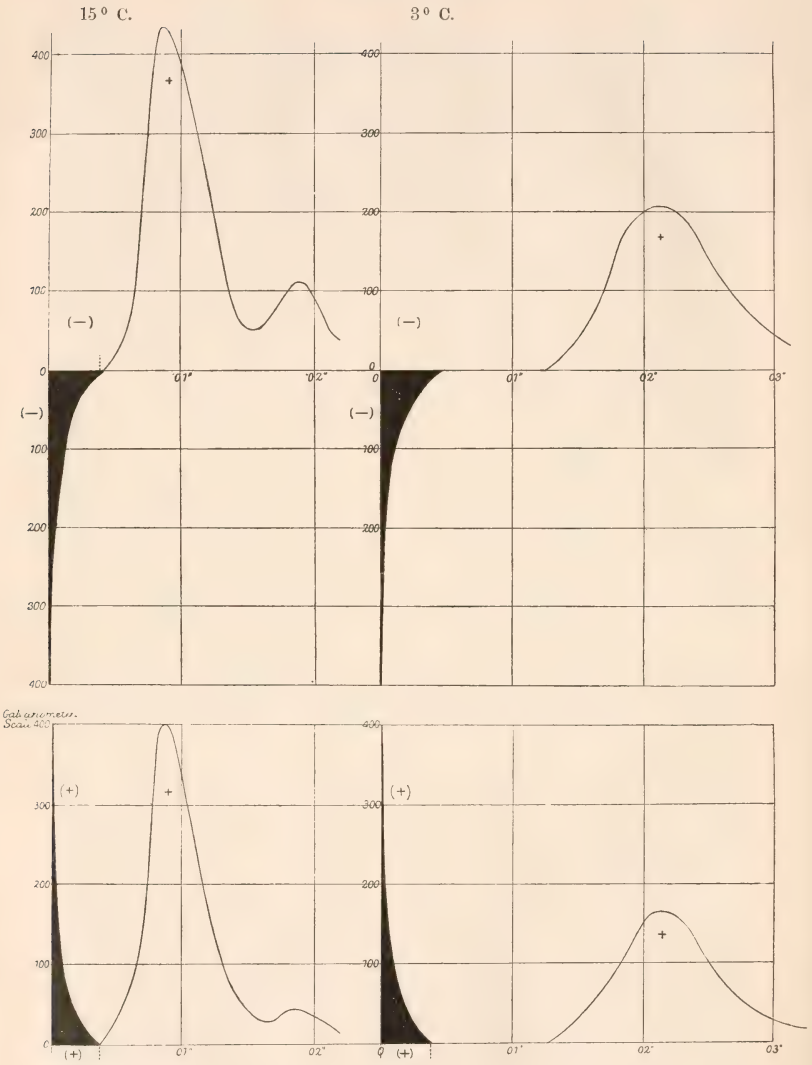


Fig. 281. Graphische Darstellung des Schlagverlaufes bei directer Reizung eines Organapparates (Torpedo) mit je einem homodromen (+) und einem heterodromen (—) Inductionsschlag bei 15° und 3° C. Der schattirte Curvenabschnitt entspricht dem reizenden Inductionsstrom. (Nach Gotch.)

Reizerfolg am abgekühlten Präparat ausserordentlich verzögert und beginnt erst lange nach der Abgleichung des Inductionsstromes an der Bussole merklich zu werden, so dass ein langes „Latenzstadium" entsteht, während dessen Dauer die Schliessung des Bussolkreises erfolglos bleibt. Man sieht leicht, dass es in Folge dessen am abgekühlten Präparate verhältnissmässig viel leichter gelingen muss, die Wirkung des Inductionsstromes auf das Galvanometer von der des Reizeffectes (der angeblichen positiven Polarisation) zu trennen und auf diese Weise festzustellen, ob wirklich Irreciprocität der Leitung besteht oder nicht. In der That vermochte Gotch nachzuweisen, dass bei derselben Schliessungszeit des Bussolkreises bei höherer Temperatur (22° C.) scheinbare Irreciprocität hervortritt, während dasselbe abgekühlte Präparat unter sonst gleichen Umständen den Inductionsstrom in beiden Richtungen ganz gleich gut leitet, wie folgende Tabelle zeigt:

Temperatur	Stromesrichtung	Schliessungszeit S_2—S_3 0″–0,005″	Schliessungszeit S_2—S_3 0″–0,01″
22° C.	homodrom	+338	+475
	heterodrom	—290	— 12
8° C.	homodrom	+270	+380
	heterodrom	—270	—174

Ebensowenig Grund zur Annahme irreciproker Leitung liegt bei dem minder differenzirten elektrischen Organ von Raja vor. Bei directer Reizung eines herauspräparirten Organstreifens, mit einem einzelnen Inductionsschlage, erfolgt nach einem Intervall von etwa 0,005 Sec. eine einmalige Entladung, wobei die Richtung des Reizstromes ganz gleichgültig ist. Nur wenn die Schliessung des Bussolkreises zu einer Zeit erfolgt, wo bereits der Organschlag erfolgt ist, tritt auch hier wieder in Folge der algebraischen Summation desselben zum Reizstrom der Anschein der Irreciprocität hervor. Wenn die Richtung des Inductionsstromes mit der des Schlages übereinstimmt, wächst die Ablenkung mit der Schliessungsdauer, während sie im andern Falle abnimmt und eventuell umgekehrt erscheint (Gotch 13 c). Unter diesen Umständen auf die Betrachtungen näher einzugehen, welche Du Bois-Reymond bezüglich der teleologischen Bedeutung der von ihm statuirten „irreciproken Leitung" der elektrischen Organe anstellte, dürfte kaum am Platze sein.

VIII. Zur Theorie des Zitterfischschlages.

Ohne hier nochmals auf jene älteren, zum Theil sehr naiven Anschauungen zurückzukommen, welche bereits in der Einleitung zu diesem Capitel in Kürze besprochen wurden und vom Standpunkte unserer gegenwärtigen Kenntnisse einer ernsten Widerlegung nicht

bedürfen, soll nur noch einiger neueren Theorien des Schlages der elektrischen Fische gedacht werden, die zwar auch als widerlegt gelten dürfen, aber unser Interesse doch noch in Anspruch nehmen, weil sie zeigen, wie man die im Gebiete der Muskel- und Nervenphysiologie herrschenden Lehren jeweils auch den elektrischen Organen anzupassen bestrebt war.

Im Jahre 1873 erörterte Boll die Möglichkeit, „den Schlag des elektrischen Organes allein durch die die Innervation begleitende negative Schwankung des Nervenstromes zu erklären. Wenigstens müsste bei dieser Anordnung im Momente der Innervation die Rückenfläche der elektrischen Platte (beim Zitterrochen) positiv, die Bauchfläche negativ elektrisch werden, was in der That der Fall ist". Die freie Endigung der Nervenfasern innerhalb der Platten lege die Frage nahe, „was unter diesen Umständen dann schliesslich aus der negativen Schwankung des Nervenstromes werden muss, die den Erregungsvorgang innerhalb der Nervenfaser jedenfalls doch wohl bis an das äusserste peripherische Ende begleitet, und ob die in den elektrischen Platten von Torpedo (nicht von Malopterurus) durch die anatomischen Verhältnisse der Nervenverästelung bedingte, mehr als millionenfache Multiplication dieser Stromschwankung nicht vielleicht ausreichend befunden wird, den Schlag des Zitterrochen zu erklären".

Wie Du Bois-Reymond ausführt (4 e p. 276), setzt aber diese Hypothese vor Allem die Existenz eines Ruhestromes voraus, welcher durch die nach Art künstlicher Querschnitte wirkenden „natürlichen" Querschnitte der Nerven in den Platten verursacht sein würde und dessen Richtung demgemäss der des Schlages entgegengesetzt sein müsste. Statt eines solchen dauernd vorhandenen Stromes, dessen Kraft der des Schlages entsprechen müsste, wenn bei der negativen Schwankung der Nervenstrom gerade verschwände, finden sich nur unwesentliche Spannungsdifferenzen während der Ruhe, und der daraus resultirende „Organstrom" hat immer die Richtung des Schlages, als dessen Nachwirkung wir ihn oben kennen lernten. Du Bois-Reymond bezeichnet es als „keine schlimme" Hypothese, wenn man, um dies zu erklären, annehmen wollte, „dass die Nervenquerschnitte mit einer parelektronomischen Schicht überzogen seien, deren elektromotorische Thätigkeit die ihrige nicht bloss aufhebt, sondern sogar etwas überwiegt, und welche an der negativen Schwankung nicht Theil nimmt. Im Augenblick des Schlages verschwände durch die negative Schwankung die Nervenstromkraft, und der Schlag käme zu Stande durch das Freiwerden der Kraft der parelektronomischen Schicht".

Indessen würde sich selbst vom Standpunkte der Molekulartheorie aus eine solche Annahme wegen der zweifellos sehr bedeutenden elektromotorischen Kraft des Zitterfischschlages verbieten, ganz abgesehen davon, dass die Boll'sche Hypothese auf den Zitterwels überhaupt nicht passt. Wie die folgenden Erörterungen zeigen werden, handelt es sich selbst beim Zitterrochen, geschweige denn bei den anderen kräftigeren Zitterfischen um sehr bedeutende Kraftgrössen, welche, wie Du Bois-Reymond selbst ausführt, schon wegen der unter allen Umständen sehr bedeutenden Nebenschliessung zwischen den einzelnen Nervenenden durch die Boll'sche Annahme nicht erklärt werden können. Beim Zitterwels aber, wo jeder Platte nur ein Axencylinder entspricht, läge, wie Du Bois-Reymond bemerkt, selbst unter der günstigsten Voraussetzung, „dass die Verbindungsstelle

einen Nervenquerschnitt mit parelektronomischer Schicht enthalte und dass, was kaum möglich scheint, dieser Nervenquerschnitt ein auf die Wirkungsrichtung des Organes senkrechtes Flächenelement sei", dieses vereinzelt eingebettet zwischen der Masse der Platten, „woraus solche Schwächung ihrer Wirkungen nach aussen folgen würde, dass von einer Erklärung des Zitterwelsschlages durch Schwankung der elektrischen Nervenendigungen schon deshalb die Rede nicht sein kann". Weiter macht Du Bois-Reymond darauf aufmerksam, dass vom Standpunkte der Boll'schen Theorie das Vorhandensein der oft so complicirt gebauten elektrischen Platten in den Organen keinen Sinn hätte und ihr Dasein unverständlich wäre.

Wie schon früher bemerkt wurde, war es zuerst Du Bois-Reymond, welcher schon 1843 die bestimmte Ueberzeugung aussprach, dass es gerade die letzteren (die damals sogenannten „Gallertscheibchen") sind, welche „im Augenblick der Entladung unter dem Einfluss des irgendwie in Thätigkeit versetzten Nervenagens in bestimmter Richtung elektromotorisch werden" und ihre Wirkungen nach Art der Säule vervielfältigen. Nicht die negative Schwankung des Nervenstromes wäre es also, welche den Schlag verursacht, sondern ein Vorgang in den aus umgewandelten Muskeln hervorgegangenen elektrischen Platten, vergleichbar der negativen Schwankung des Muskelstromes, wie er vom Standpunkte der Präexistenzlehre aus sich darstellt. Nach Du Bois-Reymond hätte man sich daher, wie schon oben erwähnt wurde, vorzustellen, dass jede Platte zahllose dipolar-elektromotorische Molekeln enthält, „welche während der Ruhe ihre Pole entweder nach allen möglichen, oder zu zweien nach entgegengesetzten Richtungen kehren, so dass ihre äusseren Wirkungen sich aufheben, welche aber beim Schlage sämmtlich ihre positiven Pole schnell der Fläche des Organes zukehren, von wo der positive Strom ausgeht". Als eine der wesentlichsten Stützen dieser Theorie glaubt Du Bois-Reymond den aus Delle Chiaje's und Babuchin's Lehre von der Präformation der elektrischen Elemente gefolgerten Satz bezeichnen zu müssen, dass der Schlagstrom der Dicke der Platten proportional zunimmt. Da die elektromotorische Kraft mit der Grösse des Fisches wächst (ob proportional, bleibt allerdings, wie Hermann 14 p. 486 bemerkt, fraglich), während die Zahl der Säulen (resp. Platten) unverändert bleibt, so ist eine directe Beziehung zwischen der Plattendicke (d. h. der Zahl der Molekülschichten im Sinne Du Bois-Reymond's) und der Kraft wohl als sicher anzunehmen, obschon Schönlein dies auf Grund seiner Erfahrungen noch bezweifelt (30 p. 503). Hiermit steht auch die geringe Dicke der Platten der Torpedo-Organe 9,6 μ im Vergleich zu jenen von Gymnotus 8,2 μ und Malopterurus 4,8 μ in Uebereinstimmung. Es wurde schon früher erwähnt, dass die auf Seewasser berechneten Torpedo-Organe mit geringer Kraft auskommen können, während die der beiden genannten Süsswasserfische bei grösserem inneren Widerstand (grössere Länge, kleiner Querschnitt) auch einer wesentlich grösseren Kraft bedürfen. Mit Zugrundelegung der obigen Maasse und unter der Voraussetzung, dass die Kraft die Platten ihrer Dicke proportional ist, findet Du Bois-Reymond (4e p. 286) das Verhältniss der Kraft des ganzen Zitteraal- zu der des Zitterrochenorganes wie 128 : 1.

Dass die Molekularhypothese in derselben Form, in welcher sie für Muskeln und Nerven aufgestellt wurde, auch genügen würde, um die Kraft der elektrischen Organe befriedigend zu erklären, zeigen folgende Erwägungen Du Bois-Reymond's (l. c. p. 288 f.): „Die Kraft einer dipolaren Molekel aus einem regelmässigen Forschmuskel, wie sie durch Nebenleitung geschwächt zur Erscheinung kommt, ist der doppelte Potentialunterschied zwischen Aequator und Polen des Muskels, etwa 0,15 D. Setzen wir sie, um sicher zu gehen, = 0,10 D. Die Dicke der Zitteraalplatte mit Inbegriff der Papillen, welche wir auch als elektromotorisch ansehen, ist zur Dicke der Zitterrochen-Platte = 8,2 : 9,6 = 8,5 : 1; in jener liegen 8,5 mal mehr Molekeln hinter einander als in dieser. Nur zwei Molekeln hinter einander in der Zitterrochenplatte liefern schon eine Gesammtkraft von $400 \times 2 \times 0{,}10$ D = 80 D, was völlig reichen dürfte. Beim Zitteraal aber erhalten wir dann den formidablen Werth von $6000 \times 17 \times 0{,}10$ D = 10200 D."

Nach Bestimmungen von Schönlein (l. c.) beträgt bei Torpedo die höchste, bisher überhaupt beobachtete elektromotorische Kraft des Schlages zwischen 30 und 31 D. Es lassen sich derartige Messungen entweder in der Weise ausführen, „dass man die durch den Organschlag erzeugten Ablenkungen mit denen einer Anzahl Daniell's vergleicht, welche, unter Hinzufügung eines dem Organwiderstande annähernd gleichen Widerstandes, an Stelle des Organs in den Kreis des Instrumentes aufgenommen werden, oder man muss compensiren" (Schönlein).

Rechnet man nun mit G. Fritsch die Plattenzahl bei Torpedo ocellata zu 370, bei T. marmorata zu 380 pro Säule, so ergiebt sich für jede einzelne Platte eine Kraft von $\frac{30 - 31}{370 - 380}$ D = 0,081 — 0,084 D.

Werthe, welche unzweifelhaft ganz anderer Ordnung sind, als die für die elektromotorische Kraft von Kaltblüternerven gefundenen, welche stets unter 0,025 D bleiben. Dagegen ist es sehr bemerkenswerth und kaum zufällig, dass „die Zahlen für die elektromotorische Kraft des Plattenschlages und die maximale negative Schwankung des Muskels nicht bloss von derselben Ordnung, sondern identisch sind", woraus Schönlein (l. c. p. 501) den Schluss zieht, dass „das Substrat, an welchem sich der Schlag des elektrischen Organes von Torpedo vollzieht, ausschliesslich mit dem Substrat zu identificiren ist, an welchem sich im Muskel die negative Schwankung vollzieht" *). Die Vorstellung aber, dass es sich beim Schlag um Lageänderungen präformirter, elektromotorischer Molekeln handelt, erscheint unter allen Umständen ausgeschlossen, wenn man berücksichtigt, dass die meisten elektrischen Organe nichts weiter sind als umgewandelte Muskeln, und in Bezug auf letztere die Molekulartheorie widerlegt hält.

Es kann natürlich nicht meine Aufgabe sein, an dieser Stelle, wo es sich lediglich um eine möglichst übersichtliche Zusammenstellung der

*) Neuerdings hält dagegen Schönlein die elektrische Platte nur für „Nervenendigung" (analog der motorischen Endplatte). Die elektromotorische Substanz des Muskels sei ganz verschwunden (was übrigens bei Raja sicher nicht der Fall ist).

bisher bekannt gewordenen Thatsachen der Physiologie der elektrischen Fische handelt, über die Intentionen des Begründers der Alterationstheorie hinauszugehen und etwa den Versuch zu wagen, von diesem Standpunkte aus die Erscheinungen zu erklären. Indessen möchte ich doch der Ueberzeugung Ausdruck geben, dass die Hermann'sche Theorie sich nach meinem Ermessen dem neuen Gebiete, das ja so zu sagen nur Altes in neuem Gewande enthält, ganz ebenso gewachsen zeigen wird, wie dies bezüglich der Drüsen- und Pflanzenströme der Fall gewesen ist.

Da von diesem Standpunkte aus den chemischen Processen innerhalb der eigentlich activen Substanz der elektrischen Organe ein hervorragendes Interesse zukommt, so mögen noch einige kurze Bemerkungen hierüber Platz finden, zumal der Vergleich mit dem entsprechenden Verhalten quergestreifter Muskeln naheliegt, die ja so zu sagen das Material zur Entstehung der elektrischen Organe geliefert haben.

Dass die Thätigkeit des ersteren mit chemischen Processen Hand in Hand geht, ergiebt sich, abgesehen von anderen Erfahrungen, schon aus der bekannten, zuerst von Du Bois-Reymond beobachteten Thatsache der Verschiedenheit der Reaction des ruhenden und des irgendwie gereizten, sowie des todtenstarren Muskels. Die Säuerung ist letzteren Falls so auffallend, dass sie selbst bei Anwendung minder empfindlicher Methoden stets leicht und sicher nachweisbar ist. Dass dies beim elektrischen Organ (von Torpedo) sich wesentlich anders verhält, ergiebt sich aus den mehrfach widersprechenden Angaben der Autoren, welche diesem Gegenstande ihre Aufmerksamkeit zuwandten. Boll (5a), welcher, wie seiner Zeit Du Bois-Reymond, die Reaction mit Lakmuspapier prüfte, fand dieselbe beim nicht gereizten Organ (Torpedo) stets deutlich alkalisch, und alle späteren Untersucher stimmten ihm hierin bei (vergl. Th. Weyl 36b. W. Marcuse 20). Nicht dieselbe Uebereinstimmung besteht dagegen bezüglich der Angaben über eine postmortale Säuerung. Während Boll und Weyl sich von dem Eintreten einer solchen überzeugt zu haben glauben, leugnet dies Marcuse auf das Bestimmteste. M. Schultze wieder fand schon die elektrischen Organe frisch getödteter Zitterrochen constant stark sauer, was sowohl Funke wie auch Du Bois-Reymond nach Analogie des Muskels auf eine dem Tode vorhergehende erschöpfende Anstrengung der Organe durch oft wiederholte Entladungen zu beziehen geneigt waren. Hiermit steht nun wieder das Resultat von Versuchen in directem Widerspruch, bei welchen durch Strychninvergiftung, oder durch directe Reizung des Lobus electricus, ohne oder mit Ausschluss der Blutcirculation ein möglichst hochgradiger Ermüdungszustand herbeigeführt werden sollte. Boll fand gar keinen, Marcuse, welcher durch Titrirung die Reaction des Alkoholextractes unter Benutzung von Lakmuspapier bestimmte, nur einen sehr geringen Unterschied zwischen dem gereizten und nicht gereizten, durch Nervendurchschneidung ausgeschalteten Organ im Sinne einer etwas grösseren Acididät des letzteren.

Röhmann (29), welcher ganz neuerdings diese Untersuchungen in der zoologischen Station in Neapel wieder aufnahm, bediente sich einer zuerst von Dreser (Cbl. f. Physiol. I. 1887 p. 195) für den Muskel angegebenen Methode, welche auf der Eigenschaft des Säurefuchsins beruht, mit dem Alkali der Gewebsflüssigkeit eine farblose

Verbindung zu bilden, die schon durch ganz schwache Säuren (selbst Kohlensäure) wieder unter Rothfärbung zerfällt. „Reizt man (beim Frosche) nach Aufhebung der Circulation den N. ischiadicus einer Seite intermittirend tetanisch (nachdem vorher Säurefuchsin injicirt wurde), so erfolgt (nach 10 bis 15 Min.) eine lebhafte Röthung des gereizten Schenkels, welche auf Grund der chemischen Eigenschaften des Säurefuchsins ein Beweis für die Säurebildung im thätigen Muskel ist" (Dreser). Röhmann konnte nun ein ähnliches Verhalten auch am elektrischen Organ constatiren, indem bei einer mit Fuchsin injicirten, mit Strychnin vergifteten oder vom Lobus aus anhaltend gereizten Torpedo nach Entfernung der Haut das durch Nervendurchschneidung ausgeschaltete, ruhende Organ, farblos oder nur ganz blassrosa war, während das gereizte Organ stets blassrosa bis pfirsichblüthroth erschien. Es darf hiernach als erwiesen gelten, „dass bei der Erzeugung der Elektricität innerhalb der elektrischen Platten Stoffveränderungen eintreten, welche zur Bildung einer geringen Menge von sauren Substanzen führen". Dagegen fand Röhmann ebensowenig wie Marcuse die stickstoffhaltigen Extractivstoffe, oder die im Aetherextract enthaltenen Substanzen vermehrt. Eine Betheiligung der Kohlehydrate (Glycogen) an der Elektricitätserzeugung scheint dadurch ausgeschlossen, dass nach Marcuse das elektrische Organ weder Glycogen noch ein ähnliches Kohlehydrat enthält.

„Es scheint vielmehr, als ob eine den Eiweisskörpern nahestehende Substanz die Kraftquelle für die Elektricität ist und dieselbe unter Bildung von in Aether löslichen Säuren liefert" (Röhmann). Bemerkenswerth ist es vor Allem, dass nach den vorliegenden Versuchen „die Erzeugung des elektrischen Schlages von Torpedo unter Verbrauch einer nur äusserst geringen Menge von potentieller Energie zu erfolgen scheint", was ja übrigens für die Muskelarbeit ebenfalls, wiewohl nicht im gleichen Maasse, gilt.

LITERATUR.

1. **Babuchin**, a) Med. Centralblatt. 1870. Nr. 16 und 17.
   b) Med. Centralblatt. 1872. Nr. 35.
   c) Med. Centralblatt. 1875. Nr. 9, 10, 11.
   d) Arch. für Anat. und Physiol. 1876.
   e) Arch. für Anat. und Physiol. 1877.
   f) Arch. für Anat. und Physiol. 1882.
   g) Med. Centralblatt. 1882. Nr. 48.
   h) Du Bois Arch. 1883.
2. **E. Ballowitz**, a) Arch. für mikr. Anat. 42. Bd. 1893.
   b) Anatomischer Anzeiger. Bd. IX. Nr. 5 und 6. 1893.
3. **Bilharz**, Das elektr. Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857.
4. **Du Bois-Reymond**, a) Quae apud veteres de piscibus electricis extant argumenta. Diss. inaug. Berol. 1843.
   b) Monatsberichte der Berliner Academie. 28. Jan. 1858.
   c) Arch. für Anat. und Physiol. 1859.
   d) Gesammelte Abhandlungen. I und II. Berlin 1877.
   e) Dr. C. Sachs Untersuchungen am Zitteraal, mit zwei Abth. von G. Fritsch. Leipzig 1881.

f) Sitzungsber. der Berliner Acad. 1881 und 1882.
g) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1884. XIV. p. 181 ff.
h) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1885. p. 86 u. p. 691.
i) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1888. XXII. p. 531.
k) Arch. für Anat. und Physiol. 1887. p. 50.

5. **F. Boll**, a) Arch. für Anat. und Physiol. 1873.
b) Med. Centralblatt. 1873.
c) Arch. für mikr. Anat. X. 1874.
d) Arch. für Anat. und Physiol. 1874.
e) Monatsber. der Berliner Academie. 1875.
f) Arch. für Anat. und Physiol. 1876.

6. **Ciaccio**, a) S. Richiardi und G. Canestrini Archivio per la Zoologia. Serie II. vol. II. Fasc. I. 1870.
b) Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre. XI. 4. 1874.
c) Lo Spalanzani, Rivista etc. Anno XIII. Fasc. X. 1875.
d) Rendiconti dell' Academia delle scienze dell' Istituto di Bologna. 1875.
e) Memorie dell' Academia delle scienze dell' Istituto di Bologna. 1877. Ser. 3. T. VIII.
f) Journ. de micrographie. 1878 und 1888. Ann. XII. Nr. 14.
g) Rendiconti Acad. Sc. Istit. Bologna. 1878/79.

7. **Delle Chiaje**, Atti del R. Istit. dell' Incoraggimente alle Scienze nat. di Napoli. VI. 1840.

8. **Th. W. Engelmann**, Pflügers Arch. 57. Bd. 1894.

9. **Ewald**, Ueber den Modus der Nervenverbreitung im elektr. Organ von Torpedo. Habilit.-Schrift. Heidelberg 1880.

10. **J. C. Ewart**, a) Proceed. R. Soc. London. Vol. 44. 1888.
b) Philosoph. Transact. R. Soc. London. Vol. 179. 1888.
c) Philosoph. Transact. R. Soc. London. Vol. 183. 1892.

11. **C. Eckhardt**, Beiträge zur Anat. und Physiol. Bd. I. Giessen 1858.

12. **G. Fritsch**, a) Arch. für Anat. und Physiol. 1884.
b) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1884.
c) Die elektr. Fische im Lichte der Descendenzlehre. Samml. wiss. Vorträge von R. Virchow und Holtzendorf. 1884.
d) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1885 und 1886.
e) Arch. für Anat. und Physiol. 1886.
f) Die elektr. Fische. I. und II. Abth. Leipzig 1887 und 1890.
g) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1889.
h) Arch. für Anat. und Physiol. 1890.
i) Sitzungsber. der Berl. Acad. 1891. (Mormyriden.)

13. **F. Gotch**, a) Philosoph. Transact. Bd. 178. 1887. p. 510.
b) Philosoph. Transact. Bd. 179. 1888.
c) Burdon Sanderson und Gotch, Journ. of Physiol. IX.

14. **L. Hermann**, Pflügers Arch. 26. Bd. 1881. p. 486.

15. **N. Iwanzoff**, Der mikr. Bau des elektr. Organes von Torpedo. Moskau 1895.

16. **A. Kölliker**, a) Zootomischer Bericht. 1849. (Ueber Mormyrus longi pinnis.)
b) Verh. der physik.-med. Ges. in Würzburg. 1857. T. VIII.

17. **Krause**, a) Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. 1886. Bd. III.
b) Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. 1887. Bd. IV.
c) Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. 1891. Bd. VIII.
d) Sitzungsber. der Berl. Acad. XXXVIII. 1886.

18. **F. Leydig**, Arch. für Anat. und Physiol. 1854. (Schwanzorgan von Raja.)

19. **Lorenzini**, Osservazioni intorni alle Torpedini. Firenze 1678.

20. **Marcuse**, a) Mélanges biologiques Acad. de Sc. de St. Petersbourg. T. II. 1859.
b) Mémoires del Acad. Imp. St. Petersbourg. T. VII. Nr. 4. 1864.

21. **Marey**, a) Compt. rend. 1872. 2. LXXIII.
b) Compt. rend. 1877. 22 janvier.
c) Compt. rend. Tom 88. Nr. 7. 1879.
d) Physiologie experimentale. 1877. p. 1—63.

22. **Matteucci**, a) Traité des phenomenes électro-physiol. des animaux. Paris 1844.
b) Compt. rend. 1847. T. XXIV. Nr. 301.
c) Compt. rend. 1865. T. LXI.

23. **Moreau**, Annales des sc. naturelles. 1862. T. XVIII.

24. **Muskens**, Tiydschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereenigung. 2te Serie. Deel IV. Aflevering I. Nov. 1893.

25. **Pacini**, Sulla struttura intima dell organo elettrico del Gymnoto e di altri pesci elettrici. Firenze 1852.

26. **Ranvier**, a) Leçons sur l'histol. du systeme nerveux. T. II. Paris 1878.
b) Traité technique d'histologie. II. Ed. Paris 1888.

27. **Remak**, Arch. für Anat. und Physiol. 1856.

28. **Ch. Robin**, a) Annales des sc. nat. 1847. 3te ser. VII.
b) Journ. de l'Institut. Nr. 645. 1846. Paris. T. XIV.
c) Compt. rend. Vol. XXII. p. 821.
d) Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1865. Vol. II.

29. **F. Röhmann**, Du Bois Arch. 1893. Heft V.

30. **Schoenlein**, Zeitschrift für Biologie. Bd. 31. N. F. 13.

31. **M. Schultze**, a) Arch. für Anat. und Physiol. 1858 und 1862.
b) Abhandlungen der naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. IV und V. 1858 und 59.

32. **James Stark**, Edinb. R. Soc. Proceed. 1844—45. Vol. 2.

33. **J. Steiner**, Das amerikanische Pfeilgift Curare etc. Arch. für Anat. und Physiol. 1875. p. 158.

34. **G. Valentin**, R. Wagners Handwörterbuch. Bd. I. 1842.

35. **R. Wagner**, Ueber den feineren Bau des elektr. Organes im Zitterrochen. Göttingen 1847.

36. **Weyl**, a) Med. Centralblatt. 1882. Nr. 16.
b) Du Bois Arch. 1883. 1884.
c) Zeitschrift für physiol. Chemie. VII. 1883.

L. Elektrische Vorgänge im Auge.

Wenngleich in der Sinnesphysiologie der subjectiven Beobachtung und Analyse der Empfindungen unter allen Umständen die erste Stelle unter den Hülfsmitteln der Forschung wird eingeräumt werden müssen, so verdienen doch gewiss auch die, wiewohl spärlichen objectiven Merkmale der Sinnesthätigkeit alle Beachtung. Freilich haben sich die grossen Erwartungen, welche man seiner Zeit an die Entdeckung des Sehpurpurs und seiner durch Licht bewirkten Bleichung knüpfte, bisher nicht erfüllt, und auch die neueren Versuche von König und v. Kries, diesem „Sehstoff" eine ausschlaggebende Rolle zuzuweisen, dürften wohl als gescheitert zu betrachten sein.

Neben der „Photochemie" der Netzhaut nehmen dann die elektromotorischen Wirkungen und deren durch Lichtreizung hervorzurufenden Veränderungen das Interesse in hervorragendem Maasse in Anspruch.

Schon 1849 wurde Du Bois-Reymond dazu geführt, das elektrische Verhalten der peripheren Ausbreitung des Sehnerven im Auge zu untersuchen, als es sich darum handelte, die beim Muskel angenommene Identität des künstlichen und „natürlichen" Querschnittes auch für den Nerven zu erweisen. Bei Ableitung vom künstlichen Querschnitt oder einem in der Nähe desselben gelegenen Punkt des natürlichen Längsschnittes des Opticus und der Aussenfläche (insbesondere der Hornhaut) eines von Muskeln möglichst gereinigten Fischbulbus erwies sich der Nerv stets negativ gegen den Augapfel. Es schienen sich somit die natürlichen Nervenenden ebensowenig negativ zu verhalten, wie die Sehnenenden der Muskelfasern.

16 Jahre später hat dann Frithiof Holmgren (1) diese Versuche wieder aufgenommen und sich dabei hauptsächlich des Froschauges bedient. Er bestätigte hinsichtlich des „Ruhestromes" durchaus Du Bois-Reymond's Angaben, fand aber ausserdem bei Ableitung vom hinteren Theile des Bulbus und vom Sehnerv den ersteren schwach negativ gegen den letzteren. „Wenn also die eine Elektrode in fester Berührung mit dem Sehnerv bleibt, die andere aber bewegt wird und einmal die hinteren Theile des Bulbus, ein anderes Mal die Hornhaut berührt, so hat man im ersteren Falle das, was Holmgren die schwache Anordnung nannte, wobei der Sehnerv positiv ist gegen den Augapfel, und im letzteren Falle die „starke Anordnung", wobei der Opticus gegen die Cornea sich negativ

verhält." Mit Recht betont Holmgren, dass man die Retina ebensowenig wie etwa den Muskel kurzweg als den „natürlichen Querschnitt" der zugehörigen Nerven betrachten darf, indem dieselbe ein in anatomischer wie physiologischer Hinsicht vom Nerv ganz verschiedenes Endorgan darstellt, welches möglicherweise für sich allein elektromotorisch zu wirken vermöchte, wie es unter gewissen Umständen der Muskel, oder wie es auch Drüsen thun. Will man dann in Anlehnung an Du Bois-Reymond's Auffassung noch von natürlichem Quer- und Längsschnitt sprechen, so würde als der erstere die ganze äussere mosaikartige Retinafläche zu bezeichnen sein, welche an die Chorioïdea grenzt, während die nach dem Glaskörper gewendete innere Begrenzungsfläche (Opticusfaserschicht) als natürlicher Längsschnitt gelten müsste. Holmgren stellte sehr genau die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Bulbus fest, bemüht, „die Natur der Retinaströme in Uebereinstimmung mit dem Du Bois-Reymond'schen Gesetze des Muskelstromes zu bringen". Ohne ihm hierbei in Einzelheiten zu folgen, sei nur erwähnt, dass, wie schon aus dem elektromotorischen Verhalten des ganzen Auges zu schliessen war, auch an der isolirten Retina Spannungsdifferenzen im Sinne eines „einsteigenden" (d. h. von aussen nach innen gerichteten) Stromes hervortreten, was im Sinne Du Bois-Reymond's so gedeutet wird, dass der natürliche Querschnitt (die Stäbchen und Zapfenenden) sich negativ zum natürlichen Längsschnitt (der inneren Netzhautfläche) verhält.

Die Unzulässigkeit einer derartigen Auffassung leuchtet aber sofort ein, wenn man den Bau der Retina berücksichtigt, der, wie Kühne und Steiner mit Recht bemerken, „überall, in der äussersten Schicht ausschliesslich, ganz andere Dinge zeigt, als freie Nervenenden und in keinem anderen Niveau etwas, das solchen Enden nur ähnlich sähe."

Kühne und Steiner (3) verwendeten bei ihren ergebnissreichen Untersuchungen ganz vorwiegend die isolirte Froschnetzhaut, welche sich mit völliger Erhaltung ihrer Lebenseigenschaften, mit oder ohne Pigmentepithel, aus dem Augengrunde wie aus einer Schaale herausheben lässt und, auf einen halbkugelig abgeschmolzenen Glasstab gestülpt, der Berührung mit ableitenden Elektroden leicht zugänglich gemacht werden kann. Liegt die Stäbchenseite nach aussen und werden verschiedene Punkte derselben abgetastet, so findet man stets einen starken Strom zwischen Opticuseintritt und Peripherie, indem sich der erstere positiv gegen jeden andern Punkt dieser Retinafläche verhält. Umgekehrt verhält sich bei Ableitung von der Faserseite (Innenfläche) der Opticuseintritt stark negativ zu jedem Punkt der Peripherie. In Uebereinstimmung mit Holmgren beobachteten ferner auch Kühne und Steiner bei gleichzeitiger Ableitung von der Aussen- und Innenseite der frischen Retina einen „einsteigenden" Strom, indem sich die erstere negativ zur letzteren verhält. Die Retina wurde hierbei in der Weise zwischen die Elektroden gebracht, „dass die untere Elektrode mit einem nach aufwärts gekrümmten, kugelig gekneteten Knopfe der Membran zur Stütze diente, während die andere die entgegengesetzte Retinafläche mit einer stumpfen Spitze berührte". Die Stärke dieses Stromes, die Anfangs sehr beträchtlich war, nahm rasch ab und verging zuweilen schnell und gänzlich, während sie sich in der Mehrzahl der Fälle längere Zeit auf mittlerer Höhe erhielt.

In viel höherem Maasse als der Retinastrom an sich nehmen dessen Schwankungen bei Einwirkung von Licht das Interesse in Anspruch. Auch hier verdanken wir Holmgren die ersten grundlegenden Beobachtungen, indem er nachwies, dass der Retinastrom stets eine positive Schwankung zeigt, wenn Licht in das vorher dunkel gehaltene Auge fällt, oder wenn dasselbe wieder entfernt wird. Dies war beim Frosche ausnahmslos der Fall, dagegen würde nach Holmgren bei Reptilien (Schlangen), Vögeln und Säugethieren dem Lichteinfall eine negative, der darauffolgenden Verdunkelung eine positive Schwankung entsprechen. Auch blosse Intensitätsänderungen der Beleuchtung bilden einen wirksamen Reiz.

Unabhängig von Holmgren hatten auch zwei englische Forscher, Dewar und M'Kendrick, gefunden, dass bei Belichtung der Augen von Wirbelthieren (aus allen Classen), sowie von Crustaceen eine positive Schwankung erfolgt, welche einer Zunahme der elektromotorischen Kraft des Ruhestromes im Betrag von 3—10% entspricht. In einem Theil der Versuche erfolgte die Ableitung (beim Frosch) nicht allein vom Bulbus, sondern von diesem und einem Theil des Gehirns, das durch den Sehnerven mit jenem noch in Zusammenhang stand. Auch dann erfolgte bei Lichteinfall eine starke positive Schwankung. Ebenso bei der Taube, wenn vom Lobus opticus und der Cornea des gekreuzten Auges abgeleitet wurde. Die Schwankung wird in diesem Falle fast doppelt so gross, wenn beide Netzhäute gleichzeitig belichtet werden und fehlt auch nicht ganz bei Ableitung vom Lobus und der Hornhaut des gleichseitigen Auges. Bei Anwendung farbigen Lichtes erwies sich Gelb am meisten wirksam, dann folgten der Reihe nach Grün, Roth und Blau. Dewar und M'Kendrick glaubten sich endlich auch davon überzeugt zu haben, dass zwischen Reizstärke und Reizerfolg Beziehungen bestehen, welche dem Fechner'schen Gesetze folgen.

Kühne und Steiner (l. c.) bedienten sich Anfangs bei ihren Versuchen eines in drei Abtheilungen getheilten Dunkelzimmers, in dessen beiden vorderen Dritteln sich das Galvanometer mit Fernrohr befand, während in dem noch freien Raum das Augenpräparat nebst den Beleuchtungslampen aufgestellt waren. Bei späteren Versuchen wurde das Galvanometer mit Zubehör in einem hellen Zimmer aufgestellt, während die Elektroden und Beleuchtungsvorrichtungen in einem benachbarten, absolut dunkelen Zimmer sich befanden. Zur Belichtung diente ein Gas-Argand-Brenner, der in 50—75 cm Entfernung von dem Präparate aufgestellt war. Ein Gehülfe bewirkte auf Commando durch Auf- oder Zudrehen der Lampe die plötzliche Belichtung oder Verdunkelung der Retina. Die Ableitung von der inneren und äusseren Fläche der Netzhaut erfolgte nunmehr mittels entsprechend geformten Thonelektroden, die nach einem Vorschlag Engelmann's mit Froschlunge überzogen waren. Jede hinreichend intensive und plötzliche Beleuchtung mit blauem, grünem, gelbem, rothem oder weissem Lichte erzeugt dann eine namhafte, mehrsinnige (complicirte) Schwankung des Retinastromes, sowohl an der purpurhaltigen, wie an der purpurlosen Netzhaut. Der Verlauf der Erscheinung gestaltet sich an einer purpurhaltigen Dunkelretina in typischen Fällen (Fig. 282) derart, dass im Momente der Belichtung eine positive Schwankung be-

ginnt (*b c*), schnell ihr Maximum erreicht und hierauf rasch in die negative Schwankung übergeht, welche letztere ihr Maximum während der Dauer der Belichtung erreicht (*d e*), einige Zeit auf diesem Punkte verharrt, um dann äusserst langsam dem Nullpunkte zuzustreben, auch wenn die Beleuchtung ganz constant bleibt. Im Momente der Verdunkelung erfolgt dann neuerlich eine plötzliche positive Schwankung (*e f*), die als die Folgewirkung eines zweiten, durch das Verschwinden des Lichtes bedingten Reizes aufzufassen ist. Wir hätten es demnach hier mit einem dem elektrischen in gewissem Sinne vergleichbaren Modus der Reizung zu thun. Wie dort das Entstehen und die Dauer des Stromes einerseits, dessen Verschwinden andererseits erregend wirkt, so gilt auch das Gleiche hinsichtlich der Lichtreizung der Netzhaut, deren Erfolg sich am Galvanometer durch eine erste doppelsinnige (positiv dann negativ) und eine zweite einfache (positive) Schwankung des Ruhestromes verräth. Von wesentlichem Einfluss auf die Intensität der retinalen „Actionsströme" scheint nach den Erfahrungen von Kühne und Steiner das Vorhandensein oder Fehlen des Sehpurpurs zu sein, indem sich in beiden Fällen die Schwankungen nicht nur ihrer Grösse nach verschieden verhalten und bei ungebleichten Netzhäuten für gleiche Reize

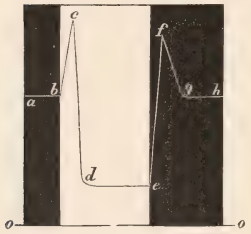


Fig. 282.

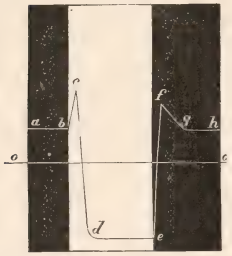


Fig. 283.

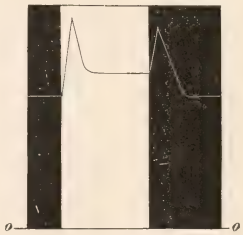


Fig. 284.

bedeutender sind, als bei gebleichten, sondern auch ihrer Natur nach (qualitativ) verschieden erscheinen. Bei „Hellfröschen", d. h. solchen, welche stundenlang im Freien der Wirkung des vollen Tageslichtes ausgesetzt waren, fehlt nämlich der positive Vorschlag der den Lichteinfall begleitenden negativen Schwankung vollständig, oder erscheint nur eben angedeutet. Dasselbe Verhalten zeigen nach Kühne und Steiner auch die Netzhäute von Winterfröschen trotz tagelangem Dunkelaufenthalt in geheizten Räumen.

Ist im Falle einer nicht gebleichten Dunkelretina der Ruhestrom gering und die negative Schwankung bei Belichtung nur mässig

entwickelt, so erfolgt in der Regel mit dem Kommen des Lichtes sogleich nach dem positiven Vorschlag Umkehr des Stromes, die während der Dauer der Belichtung anhält (Fig. 283). Anderenfalls (bei starkem Ruhestrom) handelt es sich oft nicht um eine wirkliche negative Schwankung, sondern nur um ein mehr oder weniger beträchtliches Decrement des vorhergehenden positiven Vorschlages (Fig. 284).

Sehr oft ist der Ruhestrom vom Momente des Auflegens an in raschem Sinken begriffen. Es kann dann geschehen, dass derselbe nicht nur bis auf Null sinkt, sondern sich sogar umkehrt. Die photoelektrischen Schwankungen werden hierdurch nur insofern beeinflusst, als die einzelnen Phasen dann sämmtlich entgegengesetzte Vorzeichen erhalten, während Eintritt, Folge, Verlauf und Grösse derselben keinerlei Veränderungen erleiden. Die drei Schwankungen erhalten demgemäss der Reihe nach die Zeichen — + —, statt wie normal + — +.

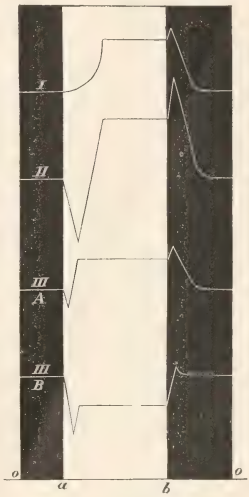


Fig. 285.

Der Umstand, dass die drei Phasen des durch vorübergehende Belichtung bewirkten retinalen Actionsstromes an empfindlichen Präparaten auch hervortreten, wenn, wie bei Anwendung von elektrischen Funken, die Dauer des Lichteindruckes nur eine momentane ist, beweist, dass die mittlere negative Phase nicht etwa nur als Folge dauernder Beilchtung angesehen werden kann, indem gerade sie es ist, welche an minder erregbaren Präparaten bei instantanen Lichtreizen allein hervortritt.

Bemerkenswerth ist noch, dass, wie in der Folge S. Fuchs (4) fand, „der durch den elektrischen Funken hervorgerufene erste (positive) Antheil der Stromesschwankung unvergleichlich rascher verläuft, als bei Belichtungen von nicht instantaner Dauer". Es darf hierin ein wesentliches Argument dafür erblickt werden, „dass wir die (photoelektrischen) Schwankungen als Ausdruck des Erregungsvorganges in der Sinnessubstanz auffassen dürfen" (S. Fuchs).

Jede irgend erhebliche Intensitätsschwankung der Beleuchtung bewirkt gleichgültig, ob sie im positiven oder negativen Sinne erfolgt, eine positive Schwankung des Ruhestromes, was sich bei Ableitung von der isolirten Retina durch zuckende Bewegungen verräth, wenn durch ruckweises Auf- oder Zudrehen des Gashahnes die Flamme heller oder dunkler gemacht wird, „und wie unser Auge über eine gewisse Intensitätsgrenze hinaus solche Steigerungen nicht mehr wahrnimmt, so versagen kurz vor Erreichung der grössten Helligkeit auch die Bewegungen am Galvanometer" (Kühne und Steiner).

Erstaunlich ist die Empfindlichkeit der Retina selbst für die geringsten Lichtspuren (Glimmen einer Cigarette, Bescheinen mit phosphorescirenden Pulvern), so dass man auf Grund der Versuche von Kühne und Steiner wohl sagen kann, das Galvanometer reagire auf dieselben Lichtintensitäten, „welche auch in unserem Auge deutliche Empfindung erzeugen". Wird die Belichtung auf eine kleine, möglichst begrenzte Stelle der Netzhaut beschränkt, so erfolgt nichtsdestoweniger an jeder davon entfernt gelegenen anderen Stelle die photoelektrische Schwankung, sei es, dass Stromzweige von dem direct belichteten Gebiete ausgehen, oder dass es sich um die Folge einer Diffusion des Lichtes in der Netzhaut handelt.

Von dem geschilderten Verlauf der photoelektrischen Schwankung an der isolirten Netzhaut unterscheidet sich die Erscheinung am unversehrten ganzen Bulbus vor Allem dadurch, dass bei möglichster Leistungsfähigkeit des Präparates die zweite negative Phase der Schwankung beim Kommen des Lichtes fehlt, so dass zwischen der ersten positiven Anfangs- und der zweiten ebenfalls positiven Endschwankung der Strom selbst bei minutenlanger Belichtung des Auges einen völlig gleichbleibenden Zuwachs erfährt. Dem Verhalten isolirter Netzhäute entsprechend, gestaltet sich die Schwankung nur bei Verwendung verletzter, ermüdeter oder absterbender Bulbi, worauf wohl auch gewisse Befunde von Dewar und M'Kendrick zu beziehen sein dürfen.

Ferner sind in Folge der ungünstigeren Ableitungsbedingungen die Schwankungen des Bulbusstromes viel kleiner und können nach vorausgegangener starker Belichtung sogar schon gänzlich fehlen, wenn die dann isolirte Netzhaut noch mächtige Actionsströme liefert.

Es hat sich herausgestellt, dass die erwähnten Differenzen der photoelektrischen Schwankungen des Bulbus und der isolirten Retina lediglich auf eine bei der Präparation nicht zu vermeidende Alteration der letzteren zu beziehen sind, indem möglichst vorsichtige Halbirung des Auges in eine vordere und hintere Hälfte an dieser letzteren, selbst nach Entfernung der Linse, das Auftreten der mittleren negativen Phase noch nicht veranlasst, die aber nach dem Abfliessen des Glaskörpers oder Zerrung der Netzhaut sofort zum Vorschein kommt. Dies ist auch am ganzen unversehrten Bulbus der Fall, wenn die Erregbarkeit bei längerem Liegen (in Folge von Kohlensäureanhäufung) allmählich abnimmt. Der positive Vorschlag der Doppelschwankung wird dann immer kleiner und fällt schliesslich ganz weg.

Sehr auffällig sind, wie schon Holmgren fand, die Differenzen der photoelektrischen Schwankungen an den Netzhäuten verschiedener Thiere. Sowohl bei Reptilien (Vipera Berus), wie bei Vögeln (Huhn) und Säugethieren (Kaninchen, Hund) zeigten die uneröffneten Bulbi an Stelle der zweiphasischen, beide Mal positiven Schwankung des Froschauges bei Beginn und Ende der Belichtung, ersterenfalls stets eine negative, letzterenfalls eine positive Schwankung des Dunkelstromes. Da, wie erwähnt, ein gleichartiges Verhalten sich auch an absterbenden oder ermüdeten Froschaugen herausstellt, so konnte man daran denken, die geringere Resistenzfähigkeit der Warmblüteraugen zur Erklärung heranzuziehen, von der Voraussetzung ausgehend, dass in möglichst normalem Zustande untersucht, auch diese einen gleichen Charakter der photoelektrischen

Schwankungen darbieten wie der Frosch. Dem scheint aber einerseits die Erfahrung zu widersprechen, dass sich in einzelnen Fällen, wie z. B. bei der Taube, deren lange Stäbchen und Zapfen wie bekannt sehr haltbar sind, die Netzhaut selbst isolirt noch sehr gut zum Versuche verwenden und wenigstens die negative Anfangsschwankung sehr deutlich erkennen lässt, besonders wenn die Temperatur der Umgebung künstlich erhöht wird (Kühne und Steiner). Andererseits kann als Einwand auch das Verhalten der Reptilien und vor Allem der Fischaugen gelten.

Am Auge der Fische hatte Holmgren gar keine, Dewar und M'Kendrick nur sehr unbefriedigende Resultate durch Lichtreizung erzielen können. Dagegen gelang es Kühne und Steiner sowohl am unversehrten Bulbus, wie insbesondere an der isolirten Retina mehrerer Fischarten (Perca fluv., Esox lucius, Leuciscus und Cyprinus barbus) erfolgreiche Versuche anzustellen.

Während sich der Ruhe-(Dunkel-)Strom im Wesentlichen ganz ebenso verhält, wie beim Frosch, am unversehrten Bulbus am grössten, an der isolirten Netzhaut am kleinsten und oft auch verkehrt gefunden wird, gestalten sich die photoelektrischen Schwankungen nach Art und Verlauf wesentlich verschieden (Fig. 285). Am Bulbus entspricht dem Beginn der Lichtreizung eine positive, sehr langsam wachsende und erst gegen das Ende rasch zum Maximum ansteigende Schwankung, welche zu einer während der Dauer der Lichtwirkung anhaltenden Zunahme des Ruhestromes führt, worauf bei Entziehung des Lichtes wieder eine nur viel schwächere positive Schwankung folgt. Dagegen liefert sowohl eine hintere Augenhälfte, wie auch die isolirte Netzhaut eine primäre negative Schwankung, an die sich unmittelbar eine positive schliesst, welche den Ruhestrom über seinen ursprünglichen Werth mehr oder weniger erheblich steigert. Dem Aufhören des Lichtreizes entspricht, wie beim Frosch eine neuerliche positive Schwankung von erheblicher Grösse. Ist die Netzhaut irgendwie alterirt, so erreicht der Ruhestrom, während der Dauer der Belichtung, nach Ablauf der negativen Anfangsschwankung nicht seine anfängliche Höhe, und schliesslich bleibt an ermüdeten oder absterbenden Präparaten jedes Decrement der negativen Schwankung ganz weg, so dass diese letztere den einzigen Reizeffect darstellt.

Van Genderen-Stort (5) hatte seiner Zeit gefunden, dass die von ihm entdeckten Bewegungen (Lageänderungen) der Netzhautzapfen, sowie auch Pigmentverschiebungen im Netzhautepithel nicht nur bei directer Lichtwirkung auf das betreffende Auge, sondern auch bei Belichtung des andern, ja beim Frosch sogar nach Reizung der Haut entfernter Körperstellen durch Licht hervorzurufen sind, woraus zu folgern sein würde, dass im Opticus nicht nur sensible, sondern auch centrifugalleitende (retinomotorische) Nervenfasern enthalten sind. Wie Engelmann (5) zeigte, lassen sich auf dieselbe Weise reflectorisch auch Veränderungen des elektromotorischen Verhaltens des Bulbus erzielen. Bei Ableitung von der Mitte der Cornea und einem hinter oder doch nahe dem Aequator gelegenen Punkte der oberen Bulbushälfte eines Dunkelfrosches traten jedesmal sehr deutliche Stromesschwankungen auf, wenn das andere Auge, bei völligem Lichtabschluss vom beobachteten, belichtet wurde. Dies war auch noch nach Entfernung der Haut, sowie der Gaumenschleimhaut, wiewohl in geringerem Grade der Fall. Als Unterschied gegenüber den photo-

elektrischen Schwankungen bei directer Belichtung ergab sich nur Fehlen der zweiten positiven Phase bei plötzlicher Verdunkelung. Nach Opticusdurchschneidung fehlte jeder galvanische Effect der anderseitigen Beleuchtung. Auch durch chemische Reizung (Auflegen eines Kochsalzkrystalles auf die Netzhaut des einen geöffneten Bulbus) liessen sich am andern Auge Schwankungen des Ruhestromes von erheblicher Grösse, zunächst im positiven, dann im negativen Sinne erzielen.

Ausgehend von den Erfahrungen, welche Kühne und Steiner bei instantaner Belichtung der Netzhaut machten, versuchte es neuerdings Sigm. Fuchs (4), den zeitlichen Verlauf der photoelektrischen Schwankungen am Froschauge genauer festzustellen und dadurch zugleich zu ermitteln, ob, wie zu vermuthen war, die Erregung des Sehnervenapparates und somit auch die durch sie bedingte Lichtempfindung später auftritt als der sie auslösende Reiz. Mittels des Bernstein'schen Rheotomes wurde einerseits eine Folge von Oeffnungsfunken als adäquate Reize der Netzhaut erzeugt, während andererseits in einem variablen Momente nach jedesmaliger Lichtreizung der Bussolkreis geschlossen werden konnte. Es konnte auf diese Weise, wie man leicht sieht, Gestalt und zeitlicher Verlauf der Schwankungscurve ganz ebenso ermittelt werden, wie bei Untersuchung der negativen Schwankung des Muskel- oder Nervenstromes. Die Versuche erfolgten natürlich bei compensirtem Dunkelstrom. In Betreff der Grösse der elektromotorischen Kraft dieses letzteren hatten schon Kühne und Steiner einige Angaben gemacht, und zahlreiche derartige, nach dem Poggendorff-Du Bois-Reymond'schen Compensationsverfahren ausgeführte Bestimmungen verdanken wir S. Fuchs, welcher annähernd gleiche Werthe fand wie vordem schon Kühne und Steiner.

Die Constanz derselben während eines einzelnen Versuches war hinlänglich gross, um sicher zu sein, dass während desselben die Bedingungen sich nicht wesentlich änderten. Jeder der Rheotomversuche wurde nun damit begonnen, „dass der Funke in dem Momente übersprang, in welchem die Oeffnung des Retinakreises im Rheotom geschah. Die so charakterisirte Schieberstellung ist gewissermaassen als der Nullpunkt anzusehen, von welchem jederzeit das Experiment entweder ausgeht, oder zu welchem es zurückkehrt". Es war dann niemals eine Einwirkung auf das Galvanometer zu constatiren, indem die photoelektrische Schwankung während der Zeit eines ganzen Umlaufes (0,2564 Sec.) abgelaufen war. Es zeigte sich weiterhin durchwegs, „dass zwischen dem Reizmoment und dem merkbaren Beginn des positiven Theiles der Schwankung eine messbare Zeit (0,0005—0,0060 Sec.) vergeht, worauf der positive Vorschlag rasch sein Maximum erreicht, dann schnell wieder absinkt, um in den negativen Theil der photoelektrischen Schwankung überzugehen. Tritt dieser letztere allein auf, ohne positiven Vorschlag, so lässt sich auch dann ein deutliches Stadium der latenten Reizung (von 0,0004—0,0064 Sec.) erkennen, welchem zunächst ein schwächerer Antheil (negativer Vorschlag) folgt, an den sich die eigentliche negative Hauptschwankung schliesst. Das Maximum der Dauer des positiven Vorschlages beträgt nach Fuchs 0,0181 Sec., das Minimum 0,0070 Sec. Die Dauer des negativen Vorschlages liegt (bei alleinigem Auftreten der negativen Schwankung) zwischen 0,0029 und 0,0105 Sec.;

die Zeit bis zum Maximum der negativen Schwankung beträgt 0,0089 bis 0,0352 Sec.

Man kann die Frage aufwerfen, welche Theile (Schichten) der Netzhaut an dem Zustandekommen der elektrischen Spannungsdifferenzen vorwiegend oder ausschliesslich betheiligt sind. Das ausschliessliche Vorkommen negativer Schwankung am Stamme des Sehnerven bei Lichtreizung des Auges, lässt mit ziemlicher Sicherheit schliessen, dass auch die vordere Faserschichte sich gleichartig verhalten wird, und dass demnach die den complicirten photoelektrischen Schwankungen der Retina zu Grunde liegenden Processe ihren Sitz in Schichten haben, die nicht weiter als bis zur Ganglienlage nach vorne reichen. Dass auch diese letztere selbst nicht wesentlich betheiligt sein kann, scheint sich aus dem Umstande zu ergeben, dass Netzhautpräparate von Warmblütern im Allgemeinen ausserordentlich vergänglich sind und ihre photoelektrische Reaction selbst dann rasch einbüssen, wenn der ganze Augengrund untersucht wird. Man darf dies wohl auf die bekannte Empfindlichkeit ganglıöser Elemente für alle Störungen ihres normalen Stoffwechsels beziehen. Um so bemerkenswerther ist die grosse Widerstandsfähigkeit der Vogelretina. Hier gelang es Kühne und Steiner, selbst an der isolirten Netzhaut (der Taube) gute Erfolge zu erzielen, was wohl nur der bekannten Haltbarkeit der langen Stäbchen und Zapfen der Taubenretina zuzuschreiben sein dürfte, da kaum anzunehmen ist, dass 45—50 Min. nach der Isolirung noch Ganglienzellen oder Nervenfasern in der Netzhaut erregbar wären. Man kommt daher nothwendig zu der Annahme, dass auch hier epitheliale Elemente (die eigentlichen Sinneszellen) Träger der elektromotorischen Wirkungen sind, was um so weniger Bedenken erregen kann, als in ihnen nachweislich die durch Licht bewirkten Veränderungen entstehen. Nach Kühne und Steiner würde es sich aber nicht sowohl um die in den Aussengliedern der Sehzellen ablaufenden primären photochemischen Processe, die Veränderung der hypothetischen Sehstoffe durch Licht handeln, sondern vielmehr um die Folgen der Erregung des „in den Innengliedern der Sehzellen enthaltenen Protoplasmas durch photochemische Zersetzungsproducte".

LITERATUR.

1. **F. Holmgren**, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg. Bd. III. p. 278.
2. **Dewar** und **M.'Kendrick**, Transact. of the R. Soc. of Edinburgh. Vol. 27. p. 141.
3. **Kühne** und **Steiner**, Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg. Bd. III und IV.
4. **Sigm. Fuchs**, Pflügers Arch. 56. 1894. p. 408.
5. **Th. W. Engelmann**, Beiträge zur Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. H. v. Helmholtz zum 70. Geburtstag gewidmet. 1891.

Sachregister.

A.

Absterben des Muskels 77; Einfluss auf die Erregungsleitung 129; auf die Erregbarkeit 156, 186; Beziehung zum Muskelstrom 288, 293, 300; zum Actionsstrom 326, 331; der Nerven, sichtbare Erscheinungen 517; Reaction 535; elektrische Erregbarkeit 516; Beziehung zum Nervenstrom 640.

Abtödtung, Einfluss localer A. auf die polare Erregung durch den Strom 186, 576.

Abwechslungen (Alternativen), Volta'sche, am Muskel 249; am Nerven 571.

Abgleichung, innere, des Muskelstromes 283; des Nervenstromes 707.

Actinosphaerium, elektrische Reizung 256.

Actionsströme der Muskeln 307 ff.; am lebenden Menschen 333, 335; am Herzen 337; Untersuchungsmethoden 313, 318, 341, 348, 350; phasische und decrementielle 325 f.; bei indirecter Reizung 327; Theorie 320; wahrscheinliche Bedeutung der Nerven 650; physische 667; bei reizbaren Pflanzen 455.

Addition latente 100.

Aesthesodische Substanz 495.

Aether, Wirkung auf den Muskelstrom 306; auf die Actionsströme 383; auf Drüsenströme 403; auf Nerven 493.

Alkalien, Wirkung auf Muskeln 90, 189.

Alternativen, s. Abwechslungen.

Alterationstheorie, Hermann's 300. 723.

Ammoniak, Wirkung auf die secundäre Erregung von Muskel zu Nerv 351; auf die polare Erregung an Nerven 577.

Amoeben, elektrische Reizung 260.

Anabolische (katabolische) Nerven 368.

Anästhetica, Einfluss auf die elektromotorischen Wirkungen der Muskeln 306, 383; auf Centralorgane 505.

Anelektrotonus, s. Elektrotonus.

Anfangszuckung, 113, 269; am Herzen 115.

Anfrischen des Querschnittes, Wirkung auf den Muskelstrom 293.

Anode, Begriff der physiologischen A. 180; Beziehung zur Oeffnungserregung 184, 541, 559; Hemmungswirkungen 202, 220, 226, 561; scheinbare Schliessungserregung an der A. 202, 228, 574; anodische Schliessungserregung bei Protisten 258; Erregbarkeit 246, 564; anodische (positive) Polarisation an Muskeln und Nerven 379, 708.

Anodonta, Schliessmuskel; Tonus 86; elektrische Reizung 161, 200.

Anschwellen, lawinenartiges, der Erregung 520.

Athmung, Einfluss auf die elektromotorischen Wirkungen von Blättern 444.

Auge, Reizung durch den Kettenstrom 615 ff.

Augenströme 843 ff.

Axencylinder, Structur 479; Bedeutung 469, 490; Beziehung zum polarisirbaren Kern der Nervenfaser 706.

Axialstrom, bei Nerven 639.

B.

Becherzellen, elektromotorische Wirkungen 403.

Beuge (und Streck-)**muskeln**, specifische Erregbarkeit 523, 531, 556.

Blätter, elektromotorisches Verhalten 442.

Blutegel, elektrische Reizung des Hautmuskelschlauches 210; elektromotorische Wirkungen der Haut 406.

Büschel, Wagner'sche, bei Torpedo 753.

C.

Capillarelektrometer 341.

Catelektrotonus, s. Elektrotonus.

Cathode, Leitungshemmung 252, 568; Erregbarkeit 238, 245, 563.
Cephalopoden, Muskelzellen 12.
Cnidarier, Epithelmuskeln 8.
Compensator, runder 286.
Contraction, Veränderung der optischen Eigenschaften des Muskels 42; rhythmische bei Reizung mit dem Kettenstrom 168; rhythmische bei chemischer Reizung 91.
Contractionswelle, verschiedene Geschwindigkeit 130; Länge 143.
Contractur 76.

D.

Darm, elektrische Reizung 212 ff.
Darstellung, photographische der Actionsströme 342, 349.
Dauer des Stromes, Einfluss auf die erregende Wirkung 152, 545.
Decrement der Contractionswelle im Muskel 127; Fehlen am lebenden Menschen 336.
Degeneration markhaltiger Nerven 517; Beziehung zum Nervenstrom 640.
Demarcationsfläche 288, 300.
Demarcationsstrom 274, 637.
Dionaea muscipula 446; Reizbewegungen 448; Schwankung des Blattstromes 455.
Dissimilirung (und Assimilirung) der lebenden Substanzen 71.
Doppelbrechung des Muskels 39.
Doppelmyograph 150.
Drüsen, elektromotorische Wirkungen 392.

E.

Echinus, elektrische Erregung der Muskeln 204.
Einschleichen in die Kette 165, 549.
Einschnürungen, Lantermann'sche 477.
Elektricität, Wirkung auf Muskeln 149 ff.; auf Nerven 540 ff.; auf Protisten 255 ff.; Widerstand der Muskeln 172; der Nerven 704; allgemeines Gesetz der Erregung 164, 540; Erregung durch constanten Strom, bei centripetalen Nerven 544; bei centrifugalen Nerven 542; Einfluss der Stromesrichtung 171, 554, 556; der Dichte 180, 185; der Länge der Reizstrecke 566.
Elektroden, unpolarisirbare Muskel-E. 150; zur Ableitung des Schlages elektrischer Fische 793.
Elektromotorische Kraft, Messung 285; der elektrischen Organe 838.
Elektrotonus, polare Erregbarkeitsänderungen am Muskel 240, 561, 572, 707; galvanische Erscheinungen 670; secundärer E. 673; erregende Wirkungen an Nerven 674; Etablirung und zeitlicher Verlauf 675, 681; Nachwirkungen 245, 249, 564, 708; Verschiedenheit des An- und Catelektrotonus 672, 682; an marklosen Nerven 683; physiologischer E. an markhaltigen Nerven 688; Bedeutung der Markscheide 673; physikalischer und physiologischer E. 694; Einfluss der Anaesthetica 694; Theorie 698; wellenförmiger Ablauf 701; Verhalten bei der Erregung 712; Einfluss der Streckenlänge 672.
Endigung der Nerven in Muskeln 732; bei Wirbellosen 735; Typen der Endigung 742.
Endplatten an Muskeln 733.
Entartungsreaction 156, 233.
Entladungshypothese 739; modificirte 741.
Epithelmuskeln 8.
Ermüdung des Muskels 71; locale durch den elektrischen Strom 191; der Nerven 534; elektrischer Organe 795.
Erregbarkeit, directe des Muskels 59; verschiedener Muskeln 49; specifische der Beuger und Strecker 531; Verhalten beim Absterben 71; Einfluss der Circulation 81; der Temperatur 83; der Ermüdung 71; des galvanischen Stromes 236 ff.; des Querschnittes 194; der Vertrocknung 365; des Glycerins 367; chemischer Substanzen 89; specifische der Muskeln und Nerven 519; locale Unterschiede an Nerven 519; Verhalten beim Absterben 517; am Querschnitt 520; Einfluss des galvanischen Stromes s. Elektrotonus; Einfluss der Kälte 541; des Wasserverlustes 582; directe des Rückenmarkes 508; der Scheerennerven des Krebses 524; der elektrischen Nerven von Torpedo 807; der Nerven glatter Muskeln 532; gangliöser Elemente 533.
Erregung des Muskels durch den eignen Strom 278; des Nerven durch den eignen Strom 641; secundäre von Muskel zu Nerv 308, 351 ff.; secundäre von Muskel zu Muskel 363; dauernde E. centripetalleitender Nerven 544.
Erregungsleitung in glattmuskeligen Organen 141; im Herzen 138; im Nerven 485; Beziehung zur Erregbarkeit 494; in gangliösen Elementen 497, 499; Theorie 731.
Erregungszeit der Nervenendorgane im Muskel 743.
Erscheinungen, secundär-elektromotorische an Muskeln 376 ff.; an Nerven 707; an elektrischen Organen 823.

F.

Fallrheotom 302.
Federrheotom 813.
Felder, Cohnheim'sche der Muskeln 24.
Fische, elektrische 748 ff.
Flagellaten, elektrische Reizung.
Fledermaus, Muskelfasern 27; Zuckungsverlauf 53.

Form der Stromschwankung, Einfluss auf die Nervenerregung 551.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reiz- und Contractionswelle im Muskel 125 ff., 319; der Erregung im Nerven 491, 496; im Dionaenblatt 463.
Froschhaut, elektromotor. Verhalten 392.
Froschunterbrecher 812.
Froschwecker 794.

G.

Galvanotropismus bei Protisten 262, 264.
Ganglienzellen, Erregungsleitung in denselben 497; Einfluss des Strychnins 501; der Temperatur 505; der Blutbeschaffenheit 506; kurzdauernde Reize 533; elektrische G. von Gymnotus 763; von Malopterurus 789.
Gastrocnemius, elektromotorische Wirkungen 276.
Gefässnerven, Erregbarkeit 532.
Gefrieren von Muskeln 88.
Geschmack, elektrischer 611.
Gesetz, allgemeines der Erregung 164; der vitalen Eigenströme der Nerven und Muskeln 301; des Muskelstromes 274; von Ritter-Valli 517; der Präformation elektrischer Elemente 778.
Gipfelzeit und **Gipfelhöhe** 98.
Glycerin, Wirkung auf Muskeln 367.

H.

Hautströme beim Frosch 393; Verhalten bei Nervenreizung 419; bei Warmblütern 437; beim Menschen 333.
Haemoglobin in Muskeln 28.
Hemmungserscheinungen, anodische bei Muskeln 202; am Darm 212; am Herzen 220; am quergestreifte Muskel 227; bei Reizung der Scheerennerven des Krebses 526, 602.
Hemmungsnerven, elektrische Reizung 545.
Herz, Contractionswelle 138; Reizwelle 338; Stromlosigkeit im unversehrten Zustande 292; positive Schwankung des Demarcationsstromes bei Vagusreizung 369; Verhalten des Demarcationsstromes 293; secundäre Zuckung vom H. aus 337, 357, 363; Actionsströme 338; Bau der Muskelfasern 20; Zuckungscurve 49; Einfluss der Reizstärke 60; Einfluss der Spannung 67; elektrische Reizung 167, 220; verschiedene Erregbarkeit der Hemmungs- und Beschleunigungsnerven 529.
Hippocampus, Flossenmuskeln, Bau 25.
Holothurien, Muskeln, elektrische Reizung 201.
Hydra, Neuromuskelzellen 7.

I.

Idiomuskuläre Contraction 129, 177, 147, 193, 332.
Immunität der Zitterfische gegen den eigenen Schlag 818.
Increment, Satz vom polarisatorischen I. 713.
Indifferenzpunkt 563, 576.
Inductionsströme, Wirkung auf Muskeln 101, 154, 156, 184; auf Nerven 546; auf Protisten 255, 260; auf Ganglienzellen 533.
Influenz, Einfluss auf die unipolare Erregung 631.
Innervation, willkürliche 118.
Inscriptiones tendineae 195.
Insecten, Muskeln, Bau 30; Contractionserscheinungen 42; Zuckungsverlauf 54; Tetanus 107, 113; Ermüdung 77; Nerven 471; Fortpflanzung der Contraction 133, 140.
Interferenz von Erregung im Nerven 627; zwischen Muskel- und Reizstrom 280; zwischen Nerven- und Reizstrom 645.
Irradiation der Erregung in Centralorganen 500.

K.

Käfer, Muskelbau 29; Zuckungsverlauf 54.
Kälte, Wirkung auf Muskeln 82; Einfluss auf den Muskelstrom 289; die Nervenleitung 493; die Erregbarkeit der Nerven 541; die Reflexerregbarkeit 505.
Kalisalze, Einfluss auf Muskeln 94; auf die polare Erregung 189; auf die elektromotorischen Wirkungen 302.
Kathode, Begriff der physiologischen 181.
Keimpflanzen, elektromotorische Wirkungen 444.
Kernleiter, Bedeutung für den galvanischen Elektrotonus 699, 705.
Kettenströme, Wirkung auf Nerven 539; auf Protisten 257; auf Muskeln 149.
Kinesodie, kinesodische Substanz 509.
Kochsalz, Wirkung auf Muskeln 89; auf Nerven 585.
Kohlensäure, Wirkung auf Nerven 494.
Körner, interstitielle des Muskels 28.
Krebs, Muskelnerven 471, 735.
Krebsnerven, Reizung mit den Kettenstrom 600; Erregbarkeit 524; Hemmung des Muskeltonus durch Erregung der K. 526.

L.

Länge der durchflossenen Nervenstrecke, Einfluss auf die Erregung 566.
Latenzstadium 48; der negativen Schwankung 320; des Muskelelementes 63; Abhängigkeit von der Reizstärke 62; der Oeffnungserregung des Muskels 164; Abhängigkeit von der Stromdichte 186; bei indirecter Reizung von Krebsmuskeln 606.

Lawinenartiges Anschwellen der Erregung im Nerven 520.
Leitung der Erregung im Muskel 123; der Reizwelle 319; im Herzen 338; der Erregung im Nerven 484; Grundgesetze der Nervenleitung 485, 488; Wesen derselben 731; Doppelsinnigkeit 488; Geschwindigkeit 491; in den Centralorganen 497; irreciproke im elektrischen Organ 830.
Leitungswiderstand, galvanischer der Muskeln und Nerven 172, 555, 704.
Leitungsvermögen der Muskeln 123; elektrotonische Veränderungen desselben im Muskel 251; doppelsinniges 488, 503; des Nerven im Elektrotonus 567.
Lichtreizung, negative Schwankung am Opticus durch L. 661.
Lobus, electricus von Torpedo 752.
Lücke, Phänomen der L. 624; der Oeffnungszuckungen 648.

M.

Magenschleimhaut, elektromotor. Wirkungen 425.
Malopterurus, elektrisches Organ 783; elektrische Nerven 786, 788 f.; doppelsinniges Leitungsvermögen 489.
Markscheide 476; Bedeutung für den Elektrotonus 673.
Mensch, phasische Actionsströme 335; Hautstrom 333, 437; Actionsströme des Herzens 345.
Methode, stroboskopische, Benützung zur Analyse des Tetanus 348.
Microphon 114.
Mimose, Reizbewegungen 451; Schwankungen des Blattstromes 464.
Molekeln, peripolare 297.
Molecular theorie, elektrische des Muskels 297; des Nervenprincipes 714; des Elektrotonus 698; des elektrischen Schlages der Zitterfische 836.
Monopolare Reizmethode 198.
Mormyrus, elektrisches Organ 766; Entwicklung 775.
Muscheln, Schliessmuskel 58, 86, 152, 163, 199.
Muskeln, glatte 18, 79; quergestreifte 2; flinke und träge 50, 57; rothe und weisse 52; Contraction 41, 46; microscopisches Verhalten 41; zeitlicher Verlauf 47; natürliche M.-Contraction 119; Fortpflanzung der Contractionswelle 124; polymere Muskeln 195.
Muskelsäulchen 17, 21, 26.
Muskelstrom, ruhender 274, 302; schwache Längsschnittsströme 275; elektromotorische Kraft 285; Erlöschen 293; Verhalten des unversehrten Muskels 294; negative Schwankung 310; positive Schwankung 368; Erregung durch den M. 278, 308, 363; Neigungsströme 278.
Muskelton 116, 118.
Muskeltonus 86, 201, 227, 526, 602.
Myographion 47.
Myogramm 48.
Myoneme der Infusorien 3.

N.

Nachschwankung, positive bei Nervenreizung 652, 655.
Nachwirkungen des galvanisch. Stromes an Muskeln 377; erregende, s. Oeffnungserregung; hemmende 220, 245; erregbarkeitsändernde 245, 249.
Natronsalze, Wirkung auf Muskeln 90, 91, 189.
Negative Schwankung des Muskelstromes 310, 315, 331, 337; des Nervenstromes 650 ff.
Neigungsströme 277.
Nerven, Bau 469; marklose 472; Theilungen 485, 490, 753, 787; elektrische von Torpedo 757; künstliche Reizung 803, 805; Reizschwelle 805, 807, 819.
Nervenstrom 637; markloser Nerven 638; Einfluss des Absterbens 640; der Auffrischung 641; Selbsterregung durch den N. 642; negative Schwankung 650 ff.; positive Schwankung 652, 655; bei Reizung mit dem Kettenstrom 651.
Netzhautströme 843.
Neurokeratin 478.

O.

Oeffnungsdauercontraction 160, 180, 200.
Oeffnungserregung der Nerven, abhängig vom Querschnitt 581.
Oeffnungs-(Schliessungs-)Inductionsschläge, Verschiedenheit der physiologischen Wirkung 546, 550.
Oeffnungshemmung, anodische und kathodische am Herzen 225.
Oeffnungstetanus 542, 560, 585, 597.
Oeffnungszuckung, verspätete 584; Einfluss der Alkoholbehandlung der Nerven 586; der Kalibehandlung 592; der Polarisation 595; Verschiedenheit der Oeffnungszuckungen 598; scheinbare bei Nervenreizung 647, 709; bei Muskelreizung 281.
Organe, elektrische, Beziehung zu Muskeln 767, 776; directe Reizbarkeit 807; chemische Reizung 807; Curarewirkung 809; Reaction 840; Ruhestrom 820; secundär-elektromotorische Erscheinungen 823.
Orthorheonom von Fleischl 551.

P.

Palaemon squilla, Nervenfasern 479.
Paramaecium, galvanotropische Erscheinungen 262.

Parelectronomie 289, 290, 292.
Pelomyxa, elektrische Reizung 259.
Petromyzon, Nervenfasern 481.
Periode, refractäre am Herzen 111.
Pflanzenströme 441, 465.
Platten, elektrische, der Organe der Zitterfische 752, 760; Nervenendigungen 754, 762; Zahlenverhältniss 780.
Polare Wirkungen des elektrischen Stromes an Muskeln 174, 183; an Nerven 559; am Herzen 196, 220; an Protisten 258; an Eizellen 264; kurzdauernder Ströme 620.
Polarisation, galvanische, des Muskels 238; der Nerven 708; Einfluss auf die Oeffnungserregung 709; morphologische von Eiern 265; innere 376: von Kernleitern 699; positive der Muskeln 377; der elektrischen Organe 824.
Pole, Begriff der physiologischen P. 181.
Polystomella, elektrische Reizung 258.
Porret'sches Phänomen am Muskel 233.
Pouillet'sche Methode der Zeitmessung 491.
Präformation der elektr. Elemente 778.
Präexistenzfrage, mit Bezug auf den Muskelstrom 288.
Pressen der Muskeln, Einfluss auf die secundäre Erregung von Muskel zu Muskel 363.
Protisten, elektrische Reizung 255.
Pseudoelektrische Organe 764.
Pseudopodien, Verhalten bei elektrischer Reizung 256.

Q.

Querdurchströmung von Muskeln 171; von Nerven 554.
Querschnitt, künstlicher, Beziehung zum Muskelstrom 274; Einfluss auf die polare Erregung durch den Strom 186, 576; auf die Oeffnungserregung 283, 580; auf die Erregbarkeit 520, 575.
Querstreifung der Muskeln 34; im contrahirten Zustand 41; physiologische Bedeutung 33.
Querwiderstand der Muskeln 172; der Nerven 704.

R.

Raja, elektrisches Organ 764; Entwicklung 769; Organschlag 801; Ruhestrom 822.
Reaction des thätigen Muskels 839; des elektrischen Organes 839.
Reflexe, durch elektrische Reizung ausgelöst 531, 533.
Reflexzeit 498, 502.
Reize, mehrfache, Wirkung auf Nerven 627.
Reizwelle im Muskel 319; Verhältniss zur Contractionswelle 321.
Rheonom von Fleischl 551.
Rheotachygraphie 318, 329.
Rheotom, Bernstein's Differential-R. 313.
Rhizopoden, elektrische Reizung 256.
Rochen, s. Raja.
Rückenmark, anatomisches 515; Reaction 535; directe Erregbarkeit 508; Einfluss von Giften 501; elektromotor. Verhalten 638, 661; von Gymnotus 763.

S.

Salpen, Muskeln 16.
Sarkoplasma 25, 58, 77, 109.
Säulen der elektrischen Organe 752, 759, 764; Zahlenverhältniss 779.
Säurung des Muskels bei der Thätigkeit 839; des elektrischen Organes 839.
Schildkröte, Muskeln 53.
Schlag der Zitterfische, physiologische Wirkungen 790; Ableitungsmethoden 793; Vertheilung der Spannungen 796; Richtung 798; Funkenbildung 799; elektrolytische Wirkungen 800; Streckenentladungen 802; reflectorische Entladungen 803; Strychninwirkung 803; Charakter der spontanen Entladungen 804; Theilentladungen 805; zeitliche Verhältnisse 810; Nachwirkungen 815; oscillatorischer Charakter 815; electromotorische Kraft 838.
Schleimhautströme 394, 425.
Schliessmuskel von Muscheln 58; Tonus 86; Contraction 152, 160, 163; polare Erregung 190; elektromotor. Wirkungen 294; secundär elektromotorische Erscheinungen 387; indirecte Erregung 528.
Schliessungsdauercontraction 157, 176.
Schliessungstetanus 541; secundäre Unwirksamkeit 359.
Schrägstreifung an Muskeln 13.
Schwankung, negative, des Muskelstromes 310, 315; am Herzen 337; Theorie 331; des Nervenstromes 650; Bedeutung 657; bei nicht elektrischer Reizung 658; bei centraler Reizung 660; bei Reizung von Sinnesnerven 661; zeitliche Verhältnisse 664; an marklosen Nerven 666; des Hautstromes bei Reizung secretorischer Nerven 412; des Blattstromes von Dionaea 455.
Secretionsnerven, Erregung durch S.-Kettenstrom 609.
Secretionsströme 392, 413, 437; beim Menschen 333.
Secundäre Elektrodenstellen, Einfluss auf die polare Erregung 217.
Secundäre Erregung von Muskel zu Nerv 308, 337, 352; von Muskel zu Muskel 363; von Nerv zu Nerv 668.
Spannung, Einfluss auf die Muskelzuckung 65.
Speicheldrüsen, elektromotorische Wirkungen 434.

Spinalganglien, Leitungszeit 497; Trophische Function 518.
Steilheit der Stromesschwankung; Einfluss auf die Nervenerregung 546, 549.
Stromlosigkeit unverschrter Muskeln 291.
Stromesschwankungen, erregende Wirkung auf Muskeln 151, 244; erregende Wirkung auf Nerven 540, 623.
Stromverzweigung in körperlichen Leitern 295.
Strömungscurven 295; beim Schlag der Zitterfische 796.
Stromstärke, Einfluss auf die Zuckungshöhe 59.
Strychnin, Wirkung auf die centrale Erregungsleitung 501; Empfindlichkeit verschiedener Thiere 504.
Superposition von Zuckungen 98.

T.

Telephon als Rheoscop 350, 360, 794.
Temperatur, Einfluss auf Muskeln 82, 86, 129; auf den Muskelstrom 289; auf Nerven 541; auf Drüsenströme 398; auf die Nervenleitung 492; auf die Actionsströme der Nerven 667.
Tetanus, Begriff und Entstehung 97; rhythmischer 112; natürlicher 118; Strychnintetanus 121; functionell verschiedener Muskeln 107; des Herzens 110; galvanische Erscheinungen 310; secundärer vom Muskel aus 310; vom Nerven aus 668; paradoxer 674; elektrischer 804, 806.
Tonus glatter Muskeln 86; des Herzmuskels 88.
Torpedo, elektrisches Organ 751; Entwicklung desselben 767.
Treppe 60.

U.

Ueberleben glatter Muskeln 79; der Nerven 576; der Netzhaut 851.
Unipolare Wirkungen 630.
Unterstützung, Einfluss auf die Muskelzuckung 104.
Ureter, elektrische Reizung 215.

V.

Vagus, Erregung durch den Kettenstrom 544; Wirkung auf das Herz 369.
Veratrin, Einfluss auf quergestreifte Muskeln 92, 227.
Vorticellen, Stielmuskel 5.

W.

Wasserentziehung, Wirkung auf die Erregbarkeit von Muskeln 363 f.; von Nerven 542; auf die Haut 401, 408.
Wasserstarre 304.
Würmer, Muskeln 10; elektr. Reizung des Hautmuskelschlauches 206 ff.

Z.

Zellströme, Theorie 432.
Zellenleitung bei glatten Muskeln 144.
Zitteraal (Gymnotus) 758; elektrisches Organ 759; Rückenmark 763.
Zuckung, secundäre vom Muskel aus, Einfluss der Spannung des primären Muskels 352; bei directer Reizung des primären Muskels 354; Einfluss der Lage der secundären Nerven 355; Einfluss der Reizsummation 358; ausgelöst durch Schliessungs- und Oeffnungstetanus 359 und vitale Tetani 359; Paradoxe 674; isotonische und isometrische 70.
Zuckungsgesetz bei indirecter Reizung glatter Muskeln 609; bei Reizung secretorischer Nerven 609; centripetalleitender Nerven 610; höherer Sinnesnerven 611.
Zweizipfelversuch, Kühne's 365, 489.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.